

TARTU ÜLIKOOL
ÕKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÕKOLOOGIA ÕPPETOOL

Auli Relve
**TIGUDE LIHHENOVOORIA
JA SELLE MÕJU SAMBLIKELE**
Bakalaureusetöö

Juhendajad: Liina Remm
Piret Lõhmus

Tartu 2013

Sisukord

Sissejuhatus	3
Mõisted	5
1. Maismaatigude ökoloogilised nõudlused ja toitumine	6
1.1. Niiskus ja temperatuur	6
1.2. Happelisus ja kaltsium	6
1.3. Varis ja lamapuit	7
1.4. Tigude toitumisstrateegia	7
1.5. Samblikud tigude toiduvalikus	8
2. Samblike ökoloogilised nõudlused ja herbivooride tõrjumine	10
2.1. Niiskus ja temperatuur	10
2.2. Valgus	11
2.3. Substraadi happelisus	11
2.4. Samblikuained ja nende funktsioonid	12
2.5. Samblikuained lihhenovooride tõrjes ja selle uurimine	12
3. Tigude ja samblike ökoloogiliste nõudluste võrdlus	14
4. Samblikud ja teod kui optimaalse kaitse teooria mudelorganismid	15
4.1. Optimaalse kaitse teooria	15
4.2. Optimaalse kaitse hüpoteesid	16
5. Tigude lihhenovooria mõju samblikele	20
5.1. Samblikuainete paiknemine talluses	20
5.2. Talluse kasv	21
5.3. Samblike levila ja lokaalse asukoha piiramine	21
5.4. Zoohooria tigude abil	23
6. Inimtegevuse mõjud tigude ja samblike interaktsioonidele	25
6.1. Süsihappegaasi ja lämmastikühendite sisalduse tõus atmosfääris	25
6.2. Kliimamuutused	26
6.3. Maastikumuutused	27
6.4. Sissetoodud invasiivsed teoliigid	28
Kokkuvõte	29
Snail lichenivory and its impact on lichens	31
Tänuavaldused	33
Kasutatud kirjandus	34
Lisa 1	45
Lisa 2	47

Sissejuhatus

Samblikud suudavad asustada piirkondi, kus puuduvad taimedele sobilikud kasvutingimused (Green *et al.* 2008). Kuigi nende toiteväärtus on madalam kui taimedel, moodustavad nad olulise lüli paljudes toiduahelates ning samblikest toituvaid ehk lihhenovoorseid loomi leidub nii selgrootute kui selgroogsete seas. Nende hulka kuuluvad näiteks kõdutäilised (*Psocoptera*), lestalised (*Acari*), kõhtjalgsed (*Gastropoda*) ja põhjapõdrad (*Rangifer tarandus*) (Nieminen & Heiskari 1989, Fröberg *et al.* 1993, Lücking & Bernecker-Lücking 2000, Meier *et al.* 2002). Samblike põhiliseks kaitsemehhanismiks lihhenovooride vastu on samblikuained, mille tõrjuv mõju tuvastati esmakordselt 19. sajandi lõpus läbi viidud katses tigudega (Zukal 1895). Ka edaspidi on tigude ja samblike interaktsioonid huvi pakkunud nii malakoloogidele kui ka lihhenoloogidele.

Eestis on leitud 936 liiki lihheniseerunud seeni (ehk samblikke) ning ligi 80 maismaateoliiki (Talvi & Mänd 2010, Internet 1). Samblike ja tigude ökoloogilisi suhteid ei ole Eestis uuritud. Suur osa tigude lihhenovooriat käsitlevatest uuringutest pärineb Skandinaavia lehtmetsadest, kus samblike seisundi halvenemine viimastel aastakümnetel on tekitanud vajaduse nende ökoloogiat paremini mõista (Gauslaa *et al.* 2006, Vatne *et al.* 2010). Võimalik, et lehtmetsades on tigude ja samblike kokkupuude ka tihedam kui näiteks parasvöötme okasmetsades (Gauslaa *et al.* 2006).

Samblike ja tigude interaktsioonide uurimine täiendab herbivooride ja nende toiduobjektide suhteid käsitlevaid teooriad ning aitab paremini mõista mõlema organismirühma ökoloogiat. Tigude lihhenovooriat saab käsitleda klassikalise näitena optimaalse kaitse kujunemisest, kuna aeglase kasvuga ja valdavalt toitainevaestes piirkondades kasvavate autotroofidena sobivad samblikud hästi optimaalse kaitse teooria mudelorganismideks (nt Hyvärinen *et al.* 2000, Asplund *et al.* 2010c). Ühtlasi võivad tigude ja samblike interaktsioonid huvi pakkuda looduskaitsebioloogilisest vaatenurgast, kuna mõlemad organismirühmad on keskkonnatingimuste muutumisele tundlikud. Kui enamasti uuritakse üksikute liikide seisundi halvenemist õhureostuse, maastikumuutuste või teiste antropogeensete tegurite tõttu (nt Willis *et al.* 2006, Hauck *et al.* 2011, Nekola 2012), siis vähem teame mõjust organismidevahelistele interaktsioonidele.

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade tigude lihhenovooriast, kirjeldades seda nii tigude toitumise kui samblike kaitsemehhanismide kontekstis. Antakse ülevaade nii tigude

kui samblike ökoloogilistest nõudlustest ning võrreldakse neid omavahel. Käsitletakse tigude ja samblike interaktsioone optimaalse kaitse teooria raames ja arutletakse, millised võivad olla tigude lihhenovooria tagajärjed samblikele. Lisaks analüüsitakse teadaolevaid andmeid tigude ja samblike interaktsioonide muutumisest antropogeensete tegurite tõttu.

Mõisted

Allomoonid – keemilised ühendid või nende segud, mida organismid toodavad teiste liikide isendite mõjutamiseks ja mis on kohastumuslikult kasulikud tootjale; allomoonid on valdavalt peletavad või mürgised (Masing 1992).

Epifüüdid – teistel taimedel (koorel, okstel, lehtedel) kasvavad taimed, samblad, vetikad ja samblikud (Masing 1992).

Fagostimulant – keemiline ühend, mis mõjub herbivooridele atraktiivselt ja soodustab toitumist (Proksch & Hesbacher 1997).

Herbivooria e fütofaagia – toitumine taimedest või taimeosadest, aga ka seentest ja samblikest (Masing 1992). Käesolevas töös ei kasutata termineid sünonüümidenä, kuna fütofaagia all peetakse silmas toitumist taimedest ning herbivooria all toitumist nii taimedest kui ka samblikest.

Isiidid – samblike vegetatiivse paljunemise üks vahendeid; talluse väljakasved, mis murduvad talluse küljest lahti ja kanduvad tuule, vee, loomade vms abil eemale (Randlane & Saag 2004).

Samblik e lihheniseerunud seen – liitorganism, mille kaheks osapooleks on mükobiont (seen) ja fotobiont (tsüanobakter ja/või rohevetikas); morfoloogia järgi jaotatakse samblikud põõsas-, leht- ja kooriksamblikeks (Randlane & Saag 2004). Kuigi samblike süstemaatikas lähtutakse seenkomponendist, siis keelelise sujuvuse eesmärgil kasutatakse käesolevas töös korrektse termini „lihheniseerunud seene liik“ asemel tinglikku terminit „samblikuliik“.

Soraalid – soreedide kogumikud (Randlane & Saag 2004).

Soreedid – samblike vegetatiivse paljunemise üks vahendeid; väikesed moodustised, mis paiknevad talluse pinnal vabalt (Randlane & Saag 2004).

Zoohooria e loomlevi – viljade, seemnete ja eoste levimine loomade abil; levimehhanismi järgi eristatakse **endozoohooriat** (loomad söövad leviseid, väikesed või tugeva kestaga levised võivad seedekulgla läbida vigastamatult) ja **epizoohooriat** (levised haakuvad või kleepuvad loomade kehapiinnale) (Masing 1992). Käesolevas töös käsitletakse zoohooria all ka vegetatiivsete leviste levimist loomade abil.

Tsefalood – fotobiondina rohevetikat sisaldava samblikutalluse pinnal või sees esinev tsüanobakteri rakkude kogumik (Randlane & Saag 2004).

1. Maismaatigude ökoloogilised nõudlused ja toitumine

1.1. Niiskus ja temperatuur

Niiskustase õhus ja mullas on üheks olulisimaks teguriks, mis kujundab tigude arvukust ja mitmekesisust. Niiskustingimuste muutumine mõjutab neid enam kui näiteks muutused temperatuuris või biotilistes tegurites (Martin & Sommer 2004). Ebapiisav niiskustase pärsib tugevasti tigude liikumist ja kuivuse tõttu võivad nad ka surra (Boycott 1934). Lisaks on paljude liikide munad kuivamisele tundlikud (Heller 2001). Vältimaks suurt veekadu läbi pehme kehpinna, eelistab enamik teoliike niiskeid elupaiku (Boycott 1934) ja tegutseda öösiti, peitudes päevasel ajal varisesse (Gauslaa 2005, Willis *et al.* 2006). Ebasoodsate olude üleelamiseks esineb mitmetel liikidel suve- või talveuni (Cook 2001).

Samuti on teoliikidel erinevad temperatuurieelistused nii mikroelupaiga tasandil kui ka suureskaalaliselt. See peegeldub nende levikualas: võrdleva uuringu järgi on näiteks põhjapoolsema levikuga kiriteo (*Arianta arbustorum*) jaoks optimaalne temperatuur +8°C, samas kui salu-vööttigu (*Cepaea nemoralis*), kes asustab ka Euroopa lõunapiirkondi, võib aktiivselt tegutseda veel +26°C juures (Cameron 1970 ref: Baur & Baur 1993). Mikroelupaiga temperatuur sõltub eelkõige taimekoosluse struktuurist, aga võib olla suuresti mõjutatud ka inimtegevusest, ning suured temperatuurimuutused võivad tundlike teoliikide puhul põhjustada populatsioonide kohalikke väljasuremisi (Baur & Baur 1993, vt ka ptk 6.1.). Samas on niiskus- ja temperatuuriolude mõju tigudele teatud tingimustes omavahel lahutamatud: näiteks Türgis tehtud vaatlused näitasid, et sealsete teoliikide jaoks on olulisimaks veeallikaks kondenseeruv kaste, mille tekkimine sõltub õhutemperatuurist (Örstan 2010).

1.2. Happelisuus ja kaltsium

Tigude arvukuse ja mitmekesisuse seoseid pinnase happelisusega on erinevates piirkondades laialdaselt uuritud ning üldkehtiva seisukoha järgi eelistavad teod aluselisemaid tingimusi (Boycott 1934, Vatne *et al.* 2010, Hylander 2011). Keskkonna aluselisuse tähtsus seisneb asjaolus, et see korreleerub enamasti positiivselt mulla (või varise) kaltsiumisisaldusega (Martin & Sommer 2004), kuigi katsete käigus avaldas aluseline keskkond tigude paljunemisele soodsat mõju ka kaltsiumi sisaldusest olenemata (Wärebörn 1979). Kaltsium on asendamatu mineraal tigude koja ehitamiseks ning seetõttu

on pinnase aluselisisu eriti oluline suure kojaga liikide, näiteks perekond *Helix* esindajate, ning vähemoluline õhukese kojaga tigude ja nälkjate jaoks (Boycott 1934). Mõned teoliigid (nt *Zonitoides excavatus*) võivad elada ka madalama pH-ga tingimustes, mille põhjuseks võib olla konkurentsi vältimine teiste teoliikidega (Boycott 1934).

1.3. Varis ja lamapuit

Suur osa parasvöötme teoliikidest veedab varises kogu päevase aja ning mõned ei välju sealt ka öösel (Vatne *et al.* 2010), kuna seal valitseb stabiilne mikrokliima (Boycott 1934). Mahalangenud taimeosad imavad ja säilitavad vett, mistõttu on varises pidevalt niiske (Kappes 2005), öösel on seal aga välisõhust kõrgem ning soojal päeval madalam temperatuur (Boycott 1934). Lisaks võivad teod toituda varises leiduvatest kõdunevatest taimeosadest ja neil kasvavatest seentest ning seal peitumine pakub kaitset kiskjate ja tuule eest (Kappes 2005, Boycott 1934). Sarnast kasu võib tuua ka lamapuidu olemasolu elupaigas. Näiteks kolmhammas-kääbusteo (*Carychium tridentatum*) jaoks on jämeda lamapuidu olemasolu paljunemisedukuse jaoks määrava tähtsusega, kuna puidusisene mikrokliima tagab temperatuuri- ja niiskuselaste suhtes tundlikele munadele sobivad tingimused (Kappes 2005).

1.4. Tigude toitumisstrateegia

Teod on toitumisviisilt generalistid, st toiduvalikus vähevalivad ning sellest tulenevalt väga mitmekesise toitumisega. Taolisel toitumisel on mitmeid eeliseid, sest laia toiduvalikuga leiavad teod lihtsamini selliseid toiduobjekte, millel oleks maksimaalne toiteväärtus ja minimaalne tõrjuvate metaboliitide sisaldus (Speiser 2001). Lisaks kahandab vähevaliv toitumine liikumisvajadust: teod liiguvad väga aeglaselt ja see on nende jaoks energeetiliselt kulukas, kuna liikumiseks eritavad nad pidevalt lima (Cook 2001, Speiser 2001).

Suurem osa maismaatigudest on mikrofaagid, kes toituvad valdavalt elusatel ja surnud taimeosadel elavatest mikroorganismidest, ning fütofaagid, kes söövad taimede lehti, varsi, vilju, samuti kõdunevaid taimeosi (Speiser 2001). Toiduvalik võib aasta jooksul muutuda, kuna vastavalt aastaajale on kättesaadavad erinevad toiduobjektid: Hispaanias läbi viidud uuring näitas, et kevaditi toitub teoliik *Helix aspersa* põhiliselt värsketest ja rohelistest,

sügiseti aga vanadest ja lagunevatest taimeosadest (Iglesias & Castillejo 1999). Aastaaegadega võib varieeruda ka erinevate taimeosade toiteväärtus, kusjuures mõnede taimede puhul võib see sügise saabudes langeda (nt perekonnas adenostüül, *Adenostyles*), teistel hoopis tõusta (nt perekonnas murakas, *Rubus*) (Speiser & Rowell-Rahier 1991). Lisaks taimedele võivad teod toituda seentest ja selgrootutest loomadest: seemned on olulisel kohal näiteks kahehambase sulgsuu (*Clausilia bidentata*) toiduvalikus (Mason 1970) ja karnivoorne on näiteks troopikas elav tigu *Rectartemon depressus* (Lemos *et al.* 2011). Paljud teoliigid peavad normaalseks kasvamiseks tarbima ka huumuses sisalduvaid orgaanilisi aineid (Elmslie 1998, vt ka Speiser ja Rowell-Rahier 1991).

Toidu asukoha määramisel on oluline roll lõhnatajul, kuid väga tihti on toidu leidmine juhuslik (Speiser 2001). Toiduobjekti söödavuse määrab ühelt poolt toitainete, teisalt herbivoore tõrjuvate allomoonide sisaldus (nt alkaloidid taimedes, samblikuained samblikes), mis taimede puhul tihti omavahel positiivselt korreleeruvad (Speiser 2001). Lisaks on valiku tegemisel oluline toidu kättesaadavus, tekstuur ning ka tigude individuaalne kogemus (Speiser & Rowell-Rahier 1991, Speiser 2001, Lisa 1, joonis 1).

1.5. Samblikud tigude toiduvalikus

Samblikke peetakse madala toiteväärtusega organismideks. Kuigi samblikud sisaldavad paljusid tigudele vajalikke toitaineid (Nieminen & Heiskari 1989, Speiser 2001, Storeheier *et al.* 2002), on neist olulisimate (nt valgud, mineraalid) kontsentratsioon suhteliselt madal (Nieminen & Heiskari 1989, Storeheier *et al.* 2002). Ühtlasi sisaldub samblikes palju sekundaarseid metaboliite ehk samblikuained, mis tõrjuvad lihhenovoore oma kibeda maitsega ning võivad olla ka toksilised (vt ptk 2.5.).

Teisalt sõltub toiteväärtus ka vaadeldava looma kohastumustest toitainete omastamiseks ja toksiliste ainete neutraliseerimiseks (Baur *et al.* 1994, Storeheier *et al.* 2002) ning neid aspekte on tigude puhul väga vähe uuritud. Enamik andmeid samblike toiteväärtuse kohta põhinevad uuringutel imetajate, eelkõige põhjapõtrade kohta (Nieminen & Heiskari 1989, Storeheier *et al.* 2002). Et aga sama sambliku söömine võib isegi kahele teoliigile mõjuda erinevalt, viidates tigude erinevatele toitainevajadustele ja kohastumustele (Baur *et al.* 1992, Baur *et al.* 1994), siis on kaheldav, kas selgroogsete põhjal saadud tulemusi saab laiendada ka selgrootutele. On teada vaid seda, et sama samblikuliik võib erinevate teoliikide kasvukiirusele mõjuda erinevalt ning et samblike toiteväärtus paistab olevat

kõrgem kui vabalt elavatel tsüanobakteritel (Baur *et al.* 1994). Samblike toiteväärtust võrdluses teiste toiduobjektidega nagu ka nende osakaalu tiguude toiduvalikus ei ole teadaolevalt hinnatud.

Siiski on lihhenovooria tiguude seas küllalt levinud (tabel 1) ning mõnede teoliikide jaoks paistavad samblikud olevat põhiliseks toiduobjektiks. Näiteks liigi *Chondrina clienta* spetsiifilise ehitusega hõõrel on optimaalne toitumaks kividel kasvavatest samblikest (Fröberg *et al.* 1993, Baur *et al.* 2000) ning pööristigu (*Balea perversa*) omastab samblikuaineid, mis teisi lihhenovoore tõrjuvad (Proksch & Hesbacher 1997). Pööristigu võib koguni kõik vajalikud toitained saada vaid ühest samblikuliigist, harilikust korpsamblikust (*Xanthoria parietina*) (Baur & Baur 1997). Et tiguude kohastumused ja samblike koostis varieeruvad liigiti, on mitmete sambliku- ja teoliikide vahel kujunenud spetsiifiline suhe: Rootsi loopealsetel läbiviidud uuring näitas, et tigu *Chondrina clienta* ja pööristigu eelistavad süüa samblikuliike, mis on just selle teoliigi jaoks kõrgeima toiteväärtusega (Baur *et al.* 1994).

Tigudele söödavate samblike seas leidub ka epifüüte (Asplund *et al.* 2010b) ning puudel ronimine on tavapärane paljudele teoliikidele, nende hulgas pööristigu, kahehambane sulgsuu (*Clausilia bidentata*) ja harilik kedertigu (*Cochlodina laminata*) (Vatne *et al.* 2010). Vertikaalsel pinnal liikumise sagedus ja kiirus erineb liigiti, sõltudes ka teo vanusest: näiteks salu-vööttigu ronib kiiremini kui kiritigu ning noored kiriteod kiiremini kui täiskasvanud isendid (Grime & Blythe 1969). Kõikide liikide puhul ei ole sellist käitumist siiski täheldatud (Vatne *et al.* 2010) ja peale samblike otsimise võib puutüvedel ronimisel olla teisigi põhjuseid: (1) mööda taimevarsi roomates pääsevad teod ligi taimede rohelistele osadele, mis on kõrgema toiteväärtusega kui mahalangenud kõdunevad osad (Grime & Blythe 1969); (2) puuvõrades valitsevad sobivamad mikrokliimaatilised tingimused (Vatne *et al.* 2010); (3) puudele ronimine võib pakkuda kaitset vaenlaste eest, kes sinna järgneda ei saa, näiteks jooksikud (*Carabus*) (Lefcort *et al.* 2006); (4) vertikaalne migratsioon veetaseme tõusu tõttu, näiteks mangroovimetsades elaval liigil *Cerithidea decollata* (Vannini *et al.* 2006).

2. Samblike ökoloogilised nõudlused ja herbivooride tõrjumine

2.1. Niiskus ja temperatuur

Poikilohüdriliste ja -termiliste organismidena ei ole samblikud võimelised säilitama stabiilset sisekeskkonda ja sõltuvad otseselt keskkonna niiskus- ja temperatuurioludest, kuid nende taluvuspiirid keskkonnatingimuste osas on väga laiad. Samblikud levivad nii Antarktikas, kus temperatuur võib mitmeks kuuks langeda alla -50°C , kui ka kõrbetes, kus see võib tõusta üle $+50^{\circ}\text{C}$, ning nad on äärmuslikes temperatuuritingimustes võimelised ka fotosünteesima (Green *et al.* 2008). Samuti on nad vastupidavad niiskustingimuste kõikumise suhtes: kuivanud talluse rehüdreerumine võib toimuda mõne sekundi (rihmsamblikul *Ramalina maciformis*) kuni paarikümne minuti jooksul (pruunil kilpsamblikul, *Peltigera rufescens*) (Green *et al.* 2008). Õhuniiskusest ja temperatuurist sõltuvad nii fotosüntees, mille käigus fotobiont sünteesib sambliku jaoks vajalikke süsivesikuid, kui ka hingamine, mille käigus mükobiont kulutab süsivesikute lagundamisest saadud energiat (Palmqvist 2000).

Erinevat tüüpi samblike vastupidavus muutlikele niiskus- ja temperatuuritingimustele varieerub olulisel määral, lisaks kehtivad üldised füsioloogilised piirid. Võrreldes rohevetikaga samblikega, on tsüanobakteriga samblikud edukamad kuumades tingimustes ning temperatuuril alla $-2,5^{\circ}\text{C}$ lakkab nende fotosünteesivõime täielikult (Green *et al.* 2008). Samas on rohevetikaga samblikud vastupidavamad kuivamisele, kuna nad rehüdreeruvad kiiremini ja väiksema minimaalse niiskustaseme juures (Green *et al.* 2008). Troopikas või veepiiril kasvavaid samblikke võib kuivamine pöördumatult kahjustada, kuna nende kohastumused niisketele keskkonnatingimustele on kujunenud mitme põlvkonna jooksul (Gauslaa & Solhaug 1996, Palmqvist 2000). Samas sõltub niiskustundlikkus ka talluse morfoloogiast: suurema eripinnaga põõsassamblikud kaotavad ja omastavad vett kiiremini kui lehtsamblikud (Palmqvist 2000). Negatiivselt võivad mõjuda teatud niiskus- ja temperatuuriolude kombinatsioonid, näiteks kuumade ja niiskete öödega muutub samblike süsinikubilanss negatiivseks, ning seetõttu ei paku näiteks troopilised tasandikumetsad samblike jaoks soodsaid kasvukohti (Palmqvist 2000, Green *et al.* 2008).

2.2. Valgus

Kui samblikud on saavutanud märja ja metaboolselt aktiivse seisundi, on põhiliseks fotosünteesi mõjutavaks teguriks valgus (Palmqvist 2000). Mittetroopilistes piirkondades, kus valgustingimused aastaegadega muutuvad, kohanevad vastavalt ka sambliku elutsüklid, näiteks harilik kopsusamblik (*Lobaria pulmonaria*) kasvab kevaditi kiiremini kui sügisel (Palmqvist *et al.* 2008). Tundlikkus intensiivse valguse suhtes tuleneb fotobionte katva ülemise koorkihi omadustest, eelkõige fotoinhibiitoritena toimivate samblikuainete sisaldusest (vt pkt 2.4.). Ka valgustingimuste muutumine mõjutab liike erinevalt: metsa hilise suktsessioonistaadiumi liigid, näiteks perekonnast kopsusamblik (*Lobaria*), võivad suurenenud valgustingimuste tagajärjel kuivamise tõttu surra, samas kui lapiksamblikuliste sugukonna (*Parmeliaceae*) esindajad on valgusstressile vastupidavad (Solhaug & Gauslaa 1996). Teisalt on hariliku kopsusambliku kohta näidatud, et valgustingimuste mõõdukas suurenemine võib talluse kasvule ka hoopis kaasa aidata, mistõttu kasvavad selle liigi isendid metsaserval kiiremini kui metsa siseosas (Palmqvist *et al.* 2008).

2.3. Substraadi happelisus

Seost puukoore happelisuse ja sellel kasvavate epifüütide vahel on täheldatud nii samblike (Gauslaa 1985, Nash 2008, Vatne *et al.* 2010) kui ka näiteks sammalde puhul (Bates 2009). Arvatavasti on happelisus samblike jaoks oluline tegur seetõttu, et see määrab toitainete lahustuvuse (Nash 2008). Samblike nõudlus substraadi happelisuse osas varieerub, kuid üldiselt kasvavad samblikud neutraalsel või kergelt happelisel substraadil. Näiteks hariliku kopsusambliku jaoks jääb substraadi optimaalne pH vahemikku 5-6 (Gauslaa 1985) ning mõned samblikud (nt linna-liudsamblik) taluvad väga happelist ($\text{pH} < 3$) substraati (Hauck *et al.* 2011). Puuliikide koore erineva happelisuse tõttu on paljud epifüütsed samblikud spetsialiseerunud teatud puuliikidele (Nash 2008) ning mõned samblikud võivad substraadi happelisuse osas olla küllalt kitsaste taluvuspiiridega. Näiteks linna-liudsambliku (*Lecanora conizaeoides*) leviala taandumise põhjuseks peetakse puukoore keskmise pH-taseme tõusmist vaid 0,4 ühiku võrra (Hauck *et al.* 2011).

2.4. Samblikuained ja nende funktsioonid

Samblikuained (ingl k *lichen compounds* või *carbon-based secondary compounds* ehk CBSC) on sambliku mükobiondi toodetud sekundaarsed ainevahetusproduktid, mille sünteesimiseks vajab mükobiont fotobiondi toodetud suhkruid. Enamik samblikuaineid on depsiidid ja depsidoonid, mida sünteesitakse polümalonaathappe sünteesirajal, kuid mitmete teiste samblikuainete süntees toimub ka mööda mevaloonhappe- ja šikiimhapperada (Elix & Stocker-Wörgötter 2008). Tänapäeval tuntakse üle 1000 samblikuaine (Stocker-Wörgötter 2008) ning nad täidavad väga erinevaid funktsioone. Paljud neist on seotud talluse kaitsmisega mitmesuguste biootiliste ja abiotiliste faktorite eest (Huneck 1999). Igal liigil on spetsiifiline samblikuainete koosseis, ehkki ka isenditevahelises võrdluses varieerub erinevate ainete osakaal olulisel määral piki mitmesuguseid ökoloogilisi gradiente (Vatne *et al.* 2011), samuti ka ühe talluse eri osades (nt Asplund *et al.* 2010c).

Samblikuained jaotuvad talluses üldjuhul ebaühtlaselt ning nende koondumine koorkihti või südamikukihti seostub tihti nende funktsiooniga. Pigmentsed samblikuained paiknevad tihti ülemises koorkihis ja kaitsevad fotobionte liiga intensiivse valguse eest, neelates tallusele langevat UV-kiirgust. Nii toimivad näiteks parietiin, melaniin ja usniinhape (Solhaug & Gauslaa 1996, Gauslaa & Solhaug 2001, Nybakken & Julkunen-Tiitto 2006). Südamikukihis paiknevad samblikuained kaitsevad samblikku teiste organismide eest, tõrjudes patogeenseid baktereid, parasiitseid seeni, lihhenovoore või konkurentseid taimi, samuti leidub seal samblikuaineid, mis seovad keskkonnas leiduvaid raskemetalle (Hauck & Huneck 2007). Mõned samblikuained võivad korraga täita mitmeid funktsioone, näiteks usniinhappel, ühel levinuimal samblikuainel (Cocchietto *et al.* 2002), on tõestatud lisaks UV-kiirgust neelavale efektile ka antibiootiline, allelopaatiline ning lihhenovoore tõrjuv mõju (Lawrey 1986, Ranković *et al.* 2007, Cetin *et al.* 2008).

2.5. Samblikuained lihhenovoore tõrjes ja selle uurimine

Paljud samblikuained toimivad allomoonina (Lisa 1, joonis 1), andes tallusele kibeda maitse ning tõrjudes sel moel mitmeid samblikest toitujaid väga erinevatest loomarühmadest. Lisaks tigudele (nt Gauslaa 2005) võivad seetõttu samblikke vältida näiteks mardikaline tubaka-toonesep (Lasioderma serricorne) (Nimis & Skert 2006) ja liblikaline okaspuusambliklane (Eilema depressa) (Pöykkö 2005). Samuti võivad

samblikuained pidurdada egiptuse puuvillaööglise (*Spodoptera littoralis*) vastsete kasvu (Proksch & Hesbacher 1997) ning mõned ained võivad putukavastsetele mõjuda letaalselt, näiteks vulpiinhape okaspuusambliklasele ja usniinhape laulusääsele (*Culex pipiens*) (Pöykkö 2005, Cetin *et al.* 2008). Samblikuained võivad surmata isegi selgroogseid lihhenovoore, näiteks lambaid (Dailey *et al.* 2008).

Lihhenovoore tõrjuvate samblikuainete mõju uurimise peamise meetodina kasutatakse talluse töötlemist 100%-lise atsetooniga, millega eemaldatakse tallusest samblikuained samblikku kahjustamata ja tema elutegevust häirimata (Solhaug & Gauslaa 1996, Asplund *et al.* 2010b). Meetodit võimaldab samblikuainete paiknemine kristallidena väljaspool rakke (Gauslaa 2005). Pakkudes tigudele üheaegselt looduslikku, samblikuaineid sisaldavat tallust ning nendest puhastatud tallust, saab jälgida tigude eelistusi sõltuvalt samblikuainete sisaldusest (nt Gauslaa 2005). Kindlate samblikuainete mõju uurimiseks pakutakse aga tigudele puhast paberit ning paberit, mis on immutatud atsetooni abil samblikust eraldatud samblikuaine(te)ga (nt Asplund *et al.* 2010b).

Atsetooni meetodiga on tõestatud mitmete samblikuainete tõrjuvat mõju (Gauslaa 2005, Asplund *et al.* 2010c). Näiteks kui pärna-salusamblik (*Parmelia tiliacea*) täielikult atranoriinist ja lekanoorhappest puhastada, võib võsa-vööttigu (*Cepea hortensis*) selle tallust süüa mitu korda suuremates kogustes (Gauslaa 2005). Kõrvuti kasvavatest liikidest eelistavad teod üldjuhul sellist tallust, milles on vähem stikt- ja norstikthapet (Gauslaa 2008), pööramata sealjuures tähelepanu samblikuainete üldkontsentratsioonile (Asplund *et al.* 2010b) või sambliku arvukusele (Lawrey 1980). Lisaks eelmainitutele tõrjuvad tigusid näiteks prototsetraarhape (Lawrey 1980), pulviinhape (Gauslaa 2008), kalütsiin (Gauslaa 2008), metaskrobikuliin (Asplund *et al.* 2010b) ja vulpiinhape (Clark *et al.* 1999).

Sama samblikuaine võib erinevatele lihhenovooridele mõjuda erinevalt: näiteks egiptuse puuvillaööglise jaoks surmav kogus usniinhapet võib teoliigile *Helicigona lapicida* toimida hoopis fagostimulandina, st söömist soodustada (Proksch & Hesbacher 1997, vt ka Lisa 1, joonis 1). Seda on seostatud toitumisstrateegiatega, pidades egiptuse puuvillaöölast generalistiksi ja teoliiki toksiinidega kohanenud spetsialistiksi (Proksch & Hesbacher 1997), kuid puuduvad seda seisukohta toetavad loodusvaatlused ning ka teadmised samblikuainete toksilisuse füsioloogilistest alustest. Usniinhape on tõenäoliselt üheks mürgiseimaks samblikuaineaks ka selgroogsetele (Dailey *et al.* 2008), kuid samblikuainete toksilisus selgroogsetele on veel samuti suuresti ebaselge.

3. Tigude ja samblike ökoloogiliste nõudluste võrdlus

Nii samblike kui tigude jaoks on olulisteks keskkonnateguriteks elupaiga (kasvukoha) niiskus, temperatuur ja mulla happelisus ning samblike jaoks ka valgustingimused. Kõikide tegurite taluvuspiiride ja osakaalude osas esineb suur liikidevaheline varieeruvus (vt ptk 1 ja 2) ning leidub näiteid nende organismirühmade ökoloogiliste nõudluste lahknemise kui ka kokkulangevuse kohta.

Väga muutlikes niiskus- ja temperatuuritingimustes on tigude elutegevus takistatud, samblikel aga soositud. Teod on mikrokliimaatiliste tingimuste osas pigem kitsaste taluvuspiiridega, samas kui samblikud võivad ekstreemsetele keskkonnatingimustele hästi vastu pidada (vt ptk 1 ja 2). Näiteks mägede nõlvadel või tippudel on tigude arvukus üldiselt väiksem kui orgudes ja küngaste jalamitel (Boycott 1934). Kõrgemal asuvad paigad ei sobi tigudele, kuna seal on neil tugevama tuule tõttu suurem oht kuivada (Grime & Blythe 1969) ning kõikumav temperatuur (Baur & Raboud 1988). Näiteks Šveitsi Alpides on kõrgemal elavate kiritigude populatsioonidel väiksem paljunemisedukus (Baur & Raboud 1988). Samblikud aga on sellistes oludes sageli isegi edukamad kui mujal, kuna taimed pakuvad seal vähem konkurentsi (Green *et al.* 2008).

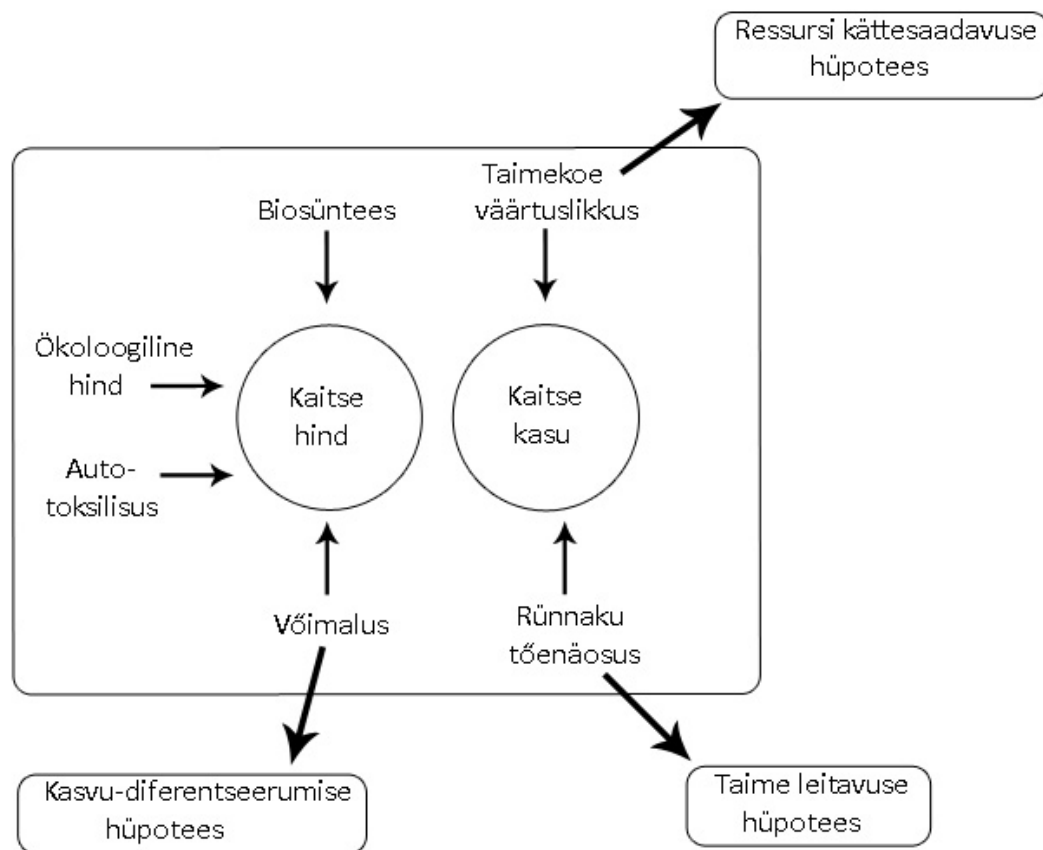
Stabiilsema mikrokliimaga piirkondades on oluliseks ökoloogiliseks teguriks nii tigude kui samblike jaoks mulla happelisus. Lehtmetsade neutraalne või kergelt aluseline muld soodustab mitmete teo- (Vatne *et al.* 2010) kui ka samblikuliikide (Gauslaa 1985) elutegevust, mistõttu on ka tigude lihhenovooria tagajärjed seal tuntavamad (Gauslaa *et al.* 2006, vt ka ptk 5.3.). Näiteks liigi *Pseudocyphellaria crocata* puhul on võimalik, et selle sambliku parasvöötme leviala taandub okasmetsadesse just seetõttu, et tigude lihhenovooria on lehtmetsades intensiivsem ning liigi levimine sinna on tigude kohalolu tõttu piiratud (Gauslaa *et al.* 2006, Gauslaa 2008).

4. Samblikud ja teod kui optimaalse kaitse teooria mudelorganismid

4.1. Optimaalse kaitse teooria

Optimaalse kaitse teooria (*Optimal Defense Theory*) kirjeldab allomoonide (kaitsefunktsiooni täitvate sekundaarsete metaboliitide) efektiivseima paigutuse saavutamise strateegiaid organismis ning tegureid, mis seda mõjutavad (McKey 1974, Coley *et al.* 1985, Stamp 2003). Hüpoteesi sõnastamiseni jõuti 1970. aastatel (Rhoades 1979 ref: Stamp 2003), kuid sellest ajast on teooriat oluliselt täiendatud ja erinevate probleemide käsitlemiseks on välja kujunenud mitu eraldiseisvat teooriat, millest annab ülevaate Stamp (2003). Kuigi traditsiooniliselt põhineb optimaalse kaitse teooria taimedel ja nende alkaloididel, rakendub see edukalt ka samblike ja samblikuainete puhul, kusjuures mitmeid taimede puhul kerkivaid metodoloogilisi probleeme saab samblike puhul vältida (vt ptk 4.2).

Optimaalse kaitse teooria põhiteesiks on, et allomoonidega kaasnevad organismi jaoks kulud, mis peavad olema proportsioonis kaitsmisest saadava kasuga (joonis 2) (Coley *et al.* 1985). Otsesteks kuludeks peetakse nende ainete biosünteesimisse panustatud energiat ja ressursse, mida organism võiks kasutada kasvamiseks või paljunemiseks (Herms & Mattson 1992, vt aga Albrechtsen *et al.* 2004). Lisaks võivad sünteesitud ained liigeses koguses osutada organismile autotoksilisteks (McKey 1974) ning peale otseste kulude võivad kaasneda ka ökoloogilised kulud: näiteks võivad kaitsvad metaboliidid peletada eemale mutualiste (Strauss *et al.* 2002). Kaitsemehhanismidest tulenev kasu aga ilmneb vaid herbivooride kohalolu tingimustes (McKey 1974), kusjuures rünnaku tõenäosuse hindamisel tuleb arvesse võtta ka herbivooria intensiivsuse varieerumist erinevates kooslustes (McKey 1974, Gauslaa *et al.* 2006) ja sama taime erinevate osade vahel (Zangerl & Rutledge 1996). Lisaks herbivooria survele sõltub taime kaitsemehhanismidest tulenev kasu konkreetse taimeosa väärtusest taime jaoks (Lawrey 1983, Coley *et al.* 1985).

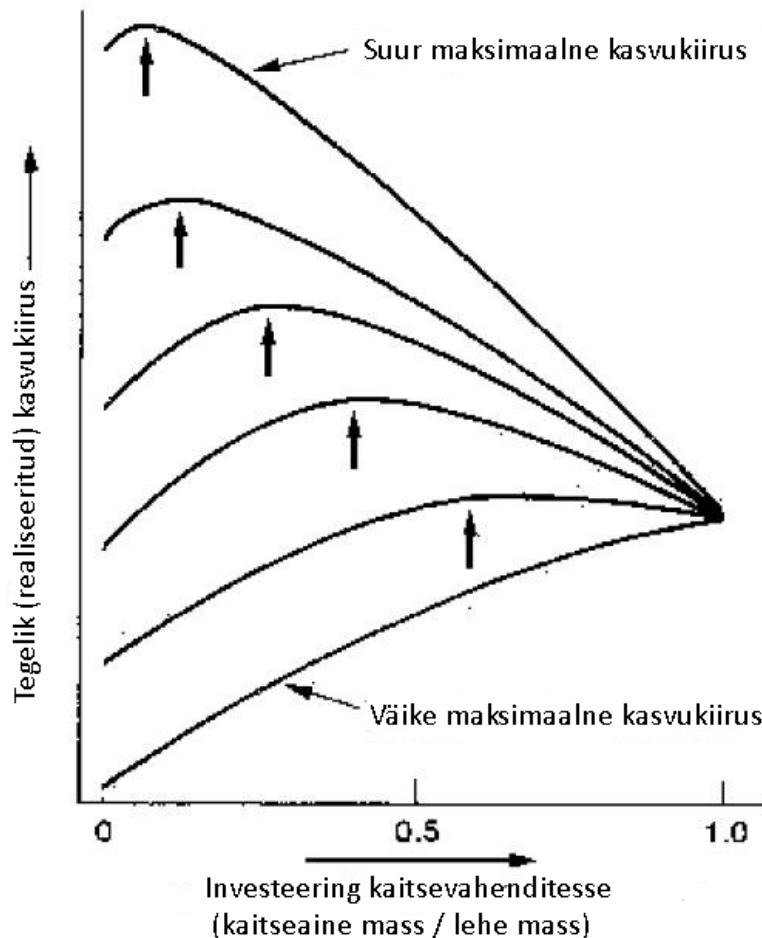


Joonis 2. Optimaalse kaitse teooria erinevaid aspekte käsitlevad hüpoteesid (Hamilton et al. 2001 järgi).

4.2. Optimaalse kaitse hüpoteesid

Et seostada allomoonide paiknemist rünnaku tõenäosuse ja vaadeldava osa kaotamise hinnaga, on vaja mõõta kolme eraldiseisvat näitajat: (1) osa väärtuslikkus, (2) kaitse kasumlikkus, (3) rünnaku tõenäosus (Hamilton *et al.* 2001, joonis 2).

(1) Üldiselt eeldatakse, et paljunemisega seotud organid/osad/koed kannavad organismi jaoks kõrgemat väärtust kui vegetatiivsed (Hyvärinen *et al.* 2000, Stamp 2003, samas aga McCall & Fordyce 2010) ning sisaldavad seetõttu ka rohkem allomoone, mida on näidatud nii taimede (McKey 1974, Zangerl & Rutledge 1996) kui ka samblike puhul (Hyvärinen *et al.* 2000, Gauslaa 2008, Asplund *et al.* 2010c). Lisaks seostub osade väärtus liigi kasvukiirusega: ressursi kättesaadavuse hüpotees (*Resource Availability Hypothesis*) ehk kasvukiiruse hüpotees (*Growth Rate Hypothesis*) ennustab, et mida aeglasema kasvuga on taim (või samblik), seda suurem peaks olema allomoonide optimaalne hulk, kuna liigi kasvukiiruse vähenedes kasvab kaitsevahenditest saadav kasu (Coley *et al.* 1985, joonis 3).



Joonis 3. Allomoonidesse investeerimise seos kasvukiirusega: kõverad kujutavad liike ja nende suhet herbivooride eest kaitsmisest saadud tulu (allesjääv biomass) ja kulu vahel (kaitsemehhanismide loomise tõttu kahanenud kasvukiirus). Iga liigi puhul eksisteerib optimum (märgitud noolega), millest ühele poole jääb kasvamise vähenemine herbivooride, teisalt allomoonidesse ülepanustamise tõttu (Coley et al. 1985 järgi).

Ressursside kättesaadavuse hüpotees põhineb eeldusel, et aeglase kasvuga liigid elavad toitainevaeses piirkonnas, kus kaotatud kudede asendamine on kulukas, ning lisaks on herbivooria tõttu kaotatud biomass aeglase kasvuga liikide puhul suhteliselt suurem, arvestades nende produktsiooni taset (Coley et al. 1985). Seetõttu on aeglase kasvuga liikide puhul allomoonidesse investeerimise kasu väga suur ning nende optimaalne hulk absoluutskaalal suurem kui kiirekasvulistel liikidel (joonis 3). Väga aeglase kasvuga liikidel kaalub herbivooride tõrjumisest saadav kasu alati üles kaitsevahenditesse investeerimise kulud, mistõttu ei saa nende puhul välja tuua optimaalset punkti nende kahe kulu vahel (joonis 3). Uuringud samblike kohta toetavad ressurside kättesaadavuse hüpoteesi: samblikliikide vahelises võrdluses on täheldatud, et toitainevaesemates

tingimustes kasvavate liikide (nt sugukonnast lapiksamblikulised) talluses sisaldub tõepoolest rohkem samblikuaineid kui paremates tingimustes kasvavatel liikidel, näiteks rosettsamblikuliste või vasksamblikulaadsete (*Teloschistales*) esindajatel (Gauslaa 2005).

(2) Kaitse kasumlikkuse hindamiseks oleks vaja võrrelda samades tingimustes kasvavaid organisme, kes erinevad teineteisest vaid allomoonide hulga tõttu, ning jälgida herbivooride eelistusi nende vahel valides (Stamp 2003). Taimede puhul on selline meetod aga välistatud, kuna sekundaarseid metaboliite pole võimalik organismist välja viia ilma taime kahjustamata, ning kaitse kasumlikkuse mõõtmine põhineb valdavalt teoreetilistel üldistustel (Stamp 2003). Samblike puhul on see metoodiline probleem lahendatav atsetooniga töötlemise teel (vt ptk 2.5.).

(3) Rünaku tõenäosust käsitleb taime leitavuse hüpotees (*Plant Apparency Hypothesis*), mille kohaselt suureneb herbivooria mõju ning ühtlasi allomoonide hulk, kui liik on herbivooridele lihtsamini leitav (Stamp 2003). Leitavust määratletakse taime kooslusesse ilmumise tõenäosuse järgi, näiteks puid ja hilise suktsessioonistaadiumi liike võib pidada „ilmsemateks“ (*apparent*) kui juhuslikumalt ilmuvaid üheaastaseid või varase suktsessioonistaadiumi liike (Feeny 1976 ref: Coley 1985). Ka selle hüpoteesi katsetamisega ilmnevad metodoloogilised probleemid, kuna taime leitavuse mõõtmine on osutunud keeruliseks (Stamp 2003). Mõned katsed on püüdnud hinnata rünaku tõenäosust erinevatele taimeorganitele (Zangerl & Rutledge 1996), kuid on kaheldav, kas sel moel saadavad tulemused on rakendatavad liikide omavahelises võrdluses, mille kohta teooria algselt püstitati. Samblike ja tigude interaktsioonides on aga võrdlemisi lihtsate eksperimentide abil näidatud, et epifüütsete samblike kättesaadavus lihhenovooridele seostub samblike paiknemisega puutüvel – mida madalamal ja/või tüvele lähemal paikneb samblik, seda intensiivsem on lihhenovoorsete tigude surve (Gauslaa 2008, Asplund *et al.* 2010b).

Peale allomoonide sisalduse ja hulga erinevad autotroofid ka nende ainete tootmise strateegiate poolest: keemilised kaitsemehhanismid võivad olla paindlikud (*induced*), st kaitstvaid aineid saab vastavalt vajadusele sünteesida, või kinnistunud (*constitutive*), st kaitseainete hulk ei sõltu välistingimustest (Stamp 2003). Eeldades, et allomoonide sünteesimise ja biomassi suurendamise vahel on alati lõivsuhe (Herms & Mattson 1992) ning võttes arvesse ka kaitsvate metaboliitide hinna ja kasu seost kasvukiirusega (vt joonis 3), ennustab kasvu-diferentseerumise tasakaalu hüpotees (*Growth-differentiation Balance Hypothesis*), et aeglase kasvuga liikide kaitsemehhanismid on pigem kinnistunud, samas

kui kiirekasvulistel ja/või toitainerikastes tingimustes kasvavate liikide puhul on laiemalt levinud paindlikud kaitsemehhanismid (Bryant *et al.* 1987, Endara & Coley 2011). Hüpoteesist võiks järeldada, et samblikud kui aeglase kasvuga ning toitainevaestes piirkondades edukad organismid on omandanud kinnistunud kaitse. Sellist hüpoteesi kinnitavad ka vastavad katsed: mitmete lihhenovoore tõrjuvate samblikuainete, näiteks stikt-, norstikt- ja prototsetraarhappe puhul on näidatud, et nende sisaldus samblikus ei suurene lihhenovooria surve tugevnedes (Nybakken & Julkunen-Tiitto 2006, Asplund *et al.* 2009) ega keskkonnatingimuste muutudes (Nybakken *et al.* 2009, 2011). Esineb ka samblikuliikide vahelist varieeruvust vastavalt elustrateegiatele: näiteks hallil hõlmasamblikul (*Platismatia glauca*), laia ökoloogilise amplituudi ja suhteliselt kiire kasvuga pioneerliigil, on kujunenud mõnevõrra paindlikum kaitsemehhanism kui kitsama ökoloogilise nišiga harilikul kopsusamblikul (Nybakken *et al.* 2009).

5. Tigude lihhenovooria mõju samblikele

5.1. Samblikuainete paiknemine talluses

Juba 20 aastat tagasi andsid katsed nelja teoliigiga loopealses samblikukoosluses alust hüpoteesile, et tigude toitumiseelistused talluse osade vahel valides seostuvad keemiliste ühendite varieerumisega talluse piires (Fröberg *et al.* 1993). Hilisemad uuringud on tõestanud, et samblikuained on tõepoolest talluses jaotunud ebaühtlaselt ning levised on tihtipeale ülejäänud tallusest paremini kaitstud (Gauslaa 2008, Asplund *et al.* 2010c). Näiteks harilik kedertigu väldib harilikult krobelse kopsusambliku (*Lobaria scrobiculata*) soraalide söömist neis sisalduva skrobikuliini tõttu, kuid atsetooniga töötlemise järel muutuvad soraalid isegi pigem eelistatuks (Asplund *et al.* 2010c). Ka liigi *Pseudocyphellaria crocata* soraale söövad teod väga harva, kuna neis on suurem kalütsiini sisaldus (Gauslaa 2008).

Tõrjuvate samblikuainete paiknemine südamikukihis võib samuti olla seotud lihhenovooride survega, sest kui pealmiste kihtide (koor- või fotobiondi kihi) kahjustustest võib täiskasvanud samblik kiirelt taastuda (Fröberg *et al.* 2006, Gauslaa *et al.* 2006), siis südamikukihi kahjustamine muudab talluse patogeenidele vastuvõtlikumaks (Baur *et al.* 1995). Seetõttu on oluline südamikukihi kaitsmine lihhenovooride eest. Taolise kaitsestrateegia efektiivsust on tõestatud näiteks hariliku kopsusambliku (*Lobaria pulmonaria*) puhul, millest toituv harilik kedertigu piirdub tavaliselt koorkihiga, kuid samblikuainete eemaldamisel sööb ka südamikukihti (Asplund 2011).

Alati sellist eristust tigude eelistustes aga ei ilmne: näiteks laiuva kopsusambliku (*Lobaria amplissima*) tallusel võivad teod süüa läbi ka südamikukihi (Asplund *et al.* 2010b). See võib tuleneda talluse kihtide keemilise koostise varieerumisest erinevatel liikidel, mida aga eelpool refereeritud uuringutes ei analüüsitud. Andmed erinevate samblikuainete võimalikust koosmõjust tigude tõrjes on samuti puudulikud. On oletatud, et südamikukihi vältimine võib tuleneda ka hoopis selle madalast toiteväärtusest, kuna fotobiontide kiht on kergemini seeditav (Fröberg *et al.* 1993). Lisaks tuleb silmas pidada, et talluse osade vahel valimine ei pruugi alati olla tingitud sambliku omadustest, kuna suurte tigude, nagu liigi *Helicigona lapicida* hõõrel lihtsalt ei võimalda sellist toitumisspetsiifilisust nagu väikeste teoliikide, näiteks pööristeo oma (Fröberg *et al.* 1993).

5.2. Talluse kasv

Samblikest toituvad teod võivad samblike elutegevust ja kasvamist pidurdada mehaanilise kahjustamise tõttu. Näiteks neeru-tundrasamblikust (*Nephroma arcticum*) toituv kollane teetigu (*Arion fuscus*) takistab sambliku kasvu seetõttu, et sööb talluses tavaliselt esimesena ära tsefaloodid (Gauslaa & Asplund 2010). Tsefaloodide puudumisel aga väheneb oluliselt sambliku võime end lämmastikuga varustada ja sambliku kasv on pärsitud (Gauslaa & Asplund 2010).

Tigude lihhenovooria tagajärgi leevendab asjaolu, et tigude surve taandumisel on samblikud küllaltki taastumisvõimelised. Näiteks kolmel pisisambliku liigil – lubi-lehtersamblikul (*Aspicilia calcarea*), mustjal kirmesamblikul (*Verrucaria nigrescens*) ja mustal tuhksamblikul (*Tephromela atra*) – kulub osaliselt kahjustatud tallusel oma endise pindala taastamiseks kuni üks aasta ning talluse täielikult hävitatud osad taastuvad 85% ulatuses kuni kolme aasta jooksul (Fröberg *et al.* 2006). Võrdlev katse, mille käigus tigude poolt kahjustatud hariliku kopsusambliku tallus pandi kasvama ka koosluses, kus tigusid esines väga vähe, näitas selgesti, et sambliku kasvuvõime lihhenovooria tõttu ei vähene ning tigude poolt kahjustatud talluse kasvukiirus 100 päeva jooksul on ligikaudu võrdne kahjustamata talluse kasvukiirusega (Gauslaa *et al.* 2006).

5.3. Samblike levila ja lokaalse asukoha piiramine

Tigude herbivooria võib olulisel määral piirata taimeliikide levimist: näiteks alpiniitudel kasvava mägiarnika (*Arnica montana*) levikuala alumine piir on suuresti kujunenud hispaania teeteo (*Arion lusitanicus*) fütofaagia surve (Bruehlheide *et al.* 1999). Samblike puhul on selliseid seoseid vähem uuritud. Siiski arvatakse mitmete samblikuliikide levikupiiride kujunemisel tigudel olevat suurt mõju, kuna tigude lihhenovooria surve samblikele on liigispetsiifiline, lähtuvalt samblikuainete sisalduse varieerumisest (nt Asplund *et al.* 2010b). Tigude arvukuse seoseid samblike leviku ning piirkonnas esinevate samblike mitmekesisusega on uuritud Skandinaavia leht- ja segametsades, kus tigude arvukus ning nende lihhenovooria surve on suur (Gauslaa *et al.* 2006). Seal sagedasti esinevad liigid on näiteks pööristigu, *Helicigona lapicida*, harilik kedertigu, kahehambane sulgsuu ja võsa-vöötigu (Gauslaa *et al.* 2006), kuid et järgnevalt kirjeldatavad uuringud on läbi viidud looduslikes välitingimustes, ei olnud erinevate teoliikide osalus täpsemalt määratletav.

Tigude jaoks atraktiivne samblikuliik võib lihhenovooria tõttu olla kaasaja kooslusest välja tõrjutud. Sellise võimaluse üle on arutletud näiteks krobelse kopsusambliku (Asplund *et al.* 2010b), hariliku kopsusambliku (Vatne *et al.* 2010), neeru-tundrasambliku (Gauslaa & Asplund 2010) ja liigi *Pseudocyphellaria crocata* (Gauslaa 2008) puhul. Eriti ilmekalt on seost täheldatud lehtmetsades, kus valitsevad soodsad tingimused mõlema organismirühma esindajatele (vt ptk 3). Näiteks harilik kopsusamblik eelistab substraadina aluselisemat puukoort ning kuna puukoore happelisus sõltub suuresti mulla pH tasemest (Gauslaa 1985), piirab hariliku kopsusambliku levikuala ühelt poolt liiga happeline muld, teisalt tigude rohkus aluselisema mullaga aladel (Vatne *et al.* 2010).

Hariliku kopsusambliku puhul võib levimist takistada ka see, kui teod eelistavad süüa nooremat tallust (Asplund & Gauslaa 2008), sest seal on lihhenovoore tõrjuvate depsidoonide sisaldus väiksem (Asplund & Gauslaa 2007). Kui lihhenovooria pärssib kasvamist ja arengut noortel isenditel, kellel tihti ei ole veel levimisvahendid välja arenenud (Asplund & Gauslaa 2008), võib see takistada populatsiooni laienemist kasvukohas. Ka taimekooslustes on täheldatud, et tigude valik kaldub väga noorte, veel paljunemisvahenditeta isendite poole, kellel ei ole jõudnud välja areneda liigile omased kaitsemehhanismid (Hanley *et al.* 1995). Samas võib mõnede tigude tõrjuvate samblikuainete, näiteks stikthappe sisaldus koos sambliku metaboolse aktiivsusega talluse vananedes ka hoopis väheneda ning teatud east hakkab ka hariliku kopsusambliku vanus positiivselt korreleeruma sambliku söödavusega tigudele (Asplund & Wardle 2012).

Seega samblikud, mis on tiguderohketes kooslustes arvukalt esindatud, peaksid (1) sisaldama rohkelt tõrjuvaid samblikuaineid (Gauslaa 2008) või (2) olema tigudele raskesti kättesaadavad (Asplund *et al.* 2010b). Esimese hüpoteesi uurimiseks võrreldi harilikku kopsusamblikut liigiga *P. crocata* (Gauslaa 2008). Kui hariliku kopsusambliku talluses moodustavad stikthape ja norstikthape tallusest kuni 2,5%, siis liigi *P. crocata* puhul vaid 0,6% (Nybakken *et al.* 2007). Seetõttu survestab tigude lihhenovooria liiki *P. crocata* oluliselt rohkem ning takistab selle levikut tiguderohketesse lehtmetsadesse, kus harilik kopsusamblik on aga levinud (Gauslaa 2008, vt ka ptk 3).

Et liik saaks siiski levida ka piirkondadesse, kus tigude arvukus on suur, võib aegamisi suurenedes samblikuainete sisaldus talluses. Näiteks harilikus kopsusamblikus võib samblikuainete koguhulk liigisiselt varieeruda peaaegu 18 g/m² ulatuses, kusjuures väiksem ainete sisaldus on isenditel, mis kasvavad kõrgemal mäestikes, sest tigude aktiivsusperiood on seal lühem, või happelise mullaga aladel, sest tigude arvukus on seal

väiksem (Vatne *et al.* 2010, 2011). Ka hariliku hallsambliku (*Hypogymnia physodes*) puhul võib samblikuainete kogusisalduse mitmekordne varieerumine olla seotud tigude arvukuse kõikumisega erinevates kasvukohtades (Solhaug *et al.* 2009).

Teine hüpotees – et tiguderohkes koosluses lihhenovooriale vastuvõtlikumad samblikuliigid peaksid olema tigudele raskemini kättesaadavad – on seotud epifüütsete samblike paigutumisega puutüvedel: tigudele atraktiivsed samblikuliigid paiknevad sageli kõrgemal (Asplund *et al.* 2010b) või okstel tüvest kaugemal (Gauslaa 2008). Nii seostatakse tigude lihhenovooriaga näiteks laiuva kopsusambliku esinemist puutüve kõrgematel osadel: laiuv kopsusamblik, mis paigutati eksperimendi käigus madalamale, osutus tigudele oluliselt atraktiivsemaks kui tavapäraselt maapinna lähedal paiknevad liigid, nagu harilik kopsusamblik ja kopsusamblik *Lobaria virens* (Asplund *et al.* 2010b).

5.4. Zoohooria tigude abil

Samblike paljunemine võib toimuda suguliselt, kui mükobiont levib eostega fotobiondist eraldatult, ja/või vegetatiivselt, kui komponendid levivad koos. Viimane võib toimuda kas talluse fragmentide või eriliste paljunemisvahenditena – isiidide ja soreedidena. Kõikide strateegiate puhul on levimiseks vajalik paljunemisvõimeliste osakeste ehk leviste edasikanne. See võib toimuda abiootiliselt, näiteks sademete või tuule abil, või teiste organismide osalusel. Väiksemate leviste (soreedid) puhul võivad epizoohoorideks olla näiteks pinnaselestad (Meier *et al.* 2002), suuremate leviste (isiidid, talluse fragmendid) laialikandjateks võivad olla ka selgroogsed, sh inimesed (Bailey 1976). Tigude ja samblike puhul on täheldatud nii epi- kui endozoohooriat: teo liikumisel üle talluse võivad väljaulatuvad levised murduda ja kanduda edasi teo eritatava limaga (Boch *et al.* 2011), mõned samblikud kasutavad tigude kodasid substraadina (Bailey 1976) ning lihhenovoorsed teod võivad samblikke edasi kanda oma seedetraktis (Boch *et al.* 2011).

Tigude endozoohooria efektiivsuse samblikel määravad paljunemisvahendite atraktiivsus tigudele (Lücking & Bernecker-Lücking 2000, Gauslaa 2008, Asplund *et al.* 2010c) ja elujõulisus pärast teo seedetrakti läbimist (Lücking & Bernecker-Lücking 2000, Fröberg *et al.* 2001, Boch *et al.* 2011). Leviste söömise tõenäosus on väiksem liikide puhul, millel on reproduktiivsetesse struktuuridesse koondunud ülejäänud tallusest rohkem tõrjuvaid samblikuaineid (vt ptk 5.1.). Uuringud leviste elujõulisusest pärast teo seedetrakti läbimist on aga andnud mitmesuguseid tulemusi. Kuigi suur osa samblikust hävineb

seedeprotsesside käigus seedeensüümide ja mehhaaniliste kahjustuste tõttu (Fröberg *et al.* 2001), on näidatud, et nii mükobiondid kui fotobiondid võivad pärast tiguide seedetrakti läbimist olla elujõulised (McCarthy & Healy 1978, Fröberg *et al.* 2001, Boch *et al.* 2011). Näiteks on hariliku korpsambliku (*Xanthoria parietina*) elujõulisi fotobionte leitud teo *Helicigona lapicida* väljaheidetest (Fröberg *et al.* 2001), liigi *Lecania erysibe* fotobiondid jäävad ellu kollase seateo (*Limax flavus*) seedetraktis ning tõusva rosettsambliku (*Physcia ascendens*) puhul võivad keskmiselt 41% talluse fragmentidest pärast erinevate teoliikide seedetrakti läbimist olla paljunemisvõimelised (Boch *et al.* 2001). Fotobiontide suurus seedeprotsesside läbimisel ei vähene, kuid nende fotosünteesiline aktiivsus võib siiski langeda, kuna seedeensüümid võivad hävitada osa kloroplastidest (Fröberg *et al.* 2001). Endozooooria edukus sõltub ka teoliigist: efektiivseimad levitajad on suurt kasvu teod (näiteks suur torntigu, *Ena montana*), kelle seedetrakti läbimisel jääb kuni kümme korda rohkem fragmente paljunemisvõimelisteks, sest suured teod tarbivad suuremaid talluse tükke ning väiksemate teoliikide seedeprotsessides toimub põhjalikum peenestamine (Boch *et al.* 2011).

6. Inimtegevuse mõjud tigude ja samblike interaktsioonidele

6.1. Süsihappegaasi ja lämmastikühendite sisalduse tõus atmosfääris

Seoses üleväetamise ja fossiilsete kütuste põletamisega on süsihappegaasi ja lämmastikühendite kontsentratsioonid atmosfääris viimaste aastakümnete jooksul pidevalt kasvanud, kuid tegurite paljususe tõttu on nende muutuste mõju ökosüsteemidele veel suuresti ebaselge (Matson *et al.* 2002, Peters *et al.* 2006). Uuringud süsihappegaasi ja lämmastikühendite kontsentratsiooni tõusmise tagajärgedest herbivooride ja nende toiduobjektide suhete kohta on tihti taandatud muutustele taimede või samblike lämmastikubilansis, kuna süsihappegaasi kättesaadavuse suurenemine mõjutab nende võimet lämmastikku omandada, mis omakorda mõjutab nende toiteväärtust herbivooride jaoks (Cleland *et al.* 2006, Peters *et al.* 2007).

Lämmastikuga väetamine soodustab paljude taimeliikide kasvamist, kuid selle võimalikest tagajärgedest fütofaagidest tigudele on saadud kohati vastakaid andmeid: näiteks Albrechtsen *et al.* (2004) leidsid, et seemnete väetamine lämmastikuga soodustab, kuid Cleland *et al.* (2006) uuringu kohaselt vähendab seemikute atraktiivsust tigudele. Samblike puhul on analoogseid uuringuid läbi viidud vähem ning saadud samuti vastuolulisi tulemusi. On teada, et samblike võime lämmastikku siduda sõltub fotobiondist ning tsüanobakteriga samblikud (näiteks perekond *Peltigera*, kelle fotobiondiks on tsüanobakterid perekonnast *Nostoc*) on selle omastamisel oluliselt efektiivsemad kui mitme erineva fotobiondi või ainult vetikaga samblikud (Lawrey 1983, Palmqvist *et al.* 2002, Benesperi & Tretiach 2004). On oletatud, et lämmastiku sisalduse suurenedes peaks tõusma lihhenovoore tõrjuvate samblikuainete sisaldus talluses, kuna lämmastiku sisaldus väljendab organismi toiteväärtust ning selle kasvades peaks suurenema lihhenovooride surve (Lawrey 1983), kuid katsed ei ole seda hüpoteesi tõestanud (Nybakken *et al.* 2009, Asplund *et al.* 2010a). Pigem paistab, et omandatud lämmastik suunatakse kasvamisse või fotosünteesi (Palmqvist *et al.* 2002, Nybakken *et al.* 2009) ning kaitsvaid samblikuaineid sünteesitakse kinnistunud mehhanismi abil, mida samblik muutlikele keskkonnatingimustele ei kohanda (Nybakken *et al.* 2009). Sellised tulemused sobituvad ka optimaalse kaitse teooriaga, mille kohaselt kujuneb aeglase kasvu ja/või toitainevaeste tingimustega kohanenud organismidel kinnistunud kaitsemehhanism (vt ptk 4.2.).

Ainus teadaolev katse väetatud samblike söödavusest tigudele tõestas, et lämmastikuga väetamine siiski vähendab oluliselt nii krobeline kopsusambliku, halli hõlmasambliku kui

hariliku korpsambliku söödavust tigudele, kuid selle põhjused ei ole teada (Asplund *et al.* 2010a). Võimalik, et toimub lämmastikupõhiste tõrjuvate ainete sünteesimine või on lihhenovooria vähenemine seotud samblikus sisalduvate toitainete tasakaalu muutusega (Asplund *et al.* 2010a). Uuringute ühise tulemusena võib välja tuua, et lämmastiku kättesaadavuse suurenemise mõju samblike ainevahetusele ja söödavusele tigudele on liigispetsiifiline ning sõltub samblikuliigi ainevahetuse eripäradest (Palmqvist *et al.* 2002, Nybakken 2009, Asplund *et al.* 2010a).

6.2. Kliimamuutused

Muutused aastaegade pikkuses, sademete hulgas ja temperatuuris võivad tigusid ja samblikke mõjutada otseselt (füsioloogiliste piirangute kaudu) või kaudselt (taimkatte muutuste kaudu). Näiteks kirju nälkja (*Deroceras reticulum*) kohta loodud biokliimaatiline mudel näitab, et põuasemad suved võivad selle liigi arvukust Inglismaal vähendada, kuna teol on suurem oht kuivada (Willis *et al.* 2006). Samas võib pehmete talvede sagenemine mõjuda arvukusele soodsalt, võimaldades talvitumist ka põhjapoolsemates piirkondades (Willis *et al.* 2006). Saksamaa linnaäärses piirkonnas on juba täheldatud kiriteo lokaalset väljasuremist inimtegevusega kaasnenud soojuskiirguse suurenemise tõttu (Baur & Baur 1993). Sõltuvalt teoliigi toiduvaliku spetsiifilisusest võivad tigude arvukust mõjutada ka muutused taimkatte struktuuris ja liigilises koosseisus (Sternberg 2000). Samblikud paistavad kliimamuutuste suhtes olevat vähem tundlikud kui paljud taimed, seda eriti polaar- ja parasvöötmes (Bokhorst *et al.* 2012). Samas on näidatud, et temperatuuri tõusmisega muutub samblike hingamine intensiivsemaks (Palmqvist 2000), kasvamine kiireneb (Bjerke *et al.* 2003, Eaton & Ellis 2012) ning võib väheneda soreedide hulk tallusel, nagu on näidatud väikese kilpsambliku (*Peltigera didactyla*) puhul (Bjerke *et al.* 2003). Kui kliima soojenemisega aga kaasnevad pehmed talved, mille jooksul vahelduvad sula- ja külmad päevad, võib tallusele tekkiv jääkiht takistada õhu ligipääsu (Bjerke 2011). Sellest tulenevad häired sambliku ainevahetuses võivad viia esmalt fotobiondi ning seejärel terve organismi surmani (Bjerke 2011).

Kliimamuutuste tagajärgedest samblike ja tigude interaktsioonidele on seni teada väga vähe, kuid näiteks Asplund *et al.* (2011) ja Gauslaa (2008) hüpoteesi kohaselt võib kliima soojenemine kaasa tuua tigude aktiivsuseperioodi pikenemise ning seetõttu ka intensiivsema lihhenovooria samblikel. Üksikud uuringud kliima soojenemise ja samblikuainete

sünteesimise seostest on aga andnud vastuolulisi tulemusi: võiks arvata, et kliima soojenemine ei mõjuta ei taimede ega enamiku samblike sekundaarsete metaboliitide tootmist, kuna tegemist on kinnistunud mehhanismidega (Nybakken *et al.* 2011; vt ka ptk 4.2), kuid katsed väikese kilpsamblikuga on näidanud, et temperatuuri tõustes suureneb gürofoorhappe kogus (Bjerke *et al.* 2003). Tigude lihhenovooriat ei pruugi see siiski mõjutada, sest gürofoorhappe ei paista tigused tõrjuvat (Lawrey 1970).

6.3. Maastikumuutused

Inimtegevusega kaasnevate maastikumuutuste, näiteks lageraie, maaharimise või karjatamise tagajärjel võivad olulisel määral muutuda taimkatte struktuur ja elupaiga mikrokliima, mis omakorda mõjutavad sealseid samblikke ja tigused (Stofer *et al.* 2006, Boschi & Baur 2007, Aragon *et al.* 2010, Remm 2010). Maastikumuutuste tagajärgede kohta on läbiviidud nii lokaalseid (nt Boschi & Baur 2007) kui suureskaalalisi uuringuid (Stofer *et al.* 2006), kuid üldistuste tegemist takistavad vastuolulised tulemused. Uuringuid, mis käsitleksid maastikumuutuste mõju komplekselt samblikele ja tigudele või nende interaktsioonidele, ei ole siinkirjutajale teadaolevalt läbi viidud.

Kui Stofer *et al.* (2006) ja Aragon *et al.* (2010) näitasid, et samblikukoosluste kujunemine ja muutused nendes on eelkõige põhjustatud otsesest inimtegevusest, nagu metsandus ja põllumajandus, siis Norras läbi viidud töö omistas oluliselt suurema osakaalu looduslike kliimaatiliste tingimuste varieerumisele (Werth *et al.* 2003). Ka uuringud, mis käsitlevad inimtegevuse tagajärjel muutunud mikroelupaiga tingimusi, on andnud erinevaid tulemusi. Näiteks lageraiega kaasnevad muutused võivad samblikele olla kasulikud, kui suurenenud valguse ligipääsu tõttu kiireneb talluse kasv (Palmqvist 2000), kuid niiskuselude muutumise suhtes tundlike liikide arvukus (nt Vahemere piirkonna liigid) võib lageraie tagajärjel väheneda (Aragon *et al.* 2010). Ka tigude kohta läbi viidud uuringutes on leitud, et maastikumuutused mõjutavad tigused mikroelupaiga tingimuste kaudu, kui nendega kaasnevad muutused kas niiskuseludes, mulla happelisuses või varise hulgas (Boschi & Baur 2007, Remm 2010, Hylander 2011, Santos *et al.* 2012). Samas ei pruugi mõõdukas metsandus ega karjatamine tigude arvukust ja mitmekesisust kahandada (Boschi & Baur 2007, Remm 2010) ning näiteks elektritrasside rajamine metsa võib tigude lokaalsele liigirikkusele koguni soodsalt mõjuda (Nekola 2012). Samblike puhul paistab aga üldiseks trendiks olevat, et inim mõjulistes maastikes tulevad paremini toime laialdaselt levinud ja

generalistliku elustrateegiaga liigid, samas kui spetsialistid ja kitsalt kohanenud liikide väljasuremise tõenäosus taolisel maastikul on suurem (Stofer *et al.* 2006, Aragon *et al.* 2010).

6.4. Sissetoodud invasiivsed teoliigid

Paljud teoliigid jõuavad uutesse piirkondadesse reisivate inimeste või kaupadega (Robinson 1999) ning samuti võivad tigude levikupiire laiendada muutuvad kliimatingimused (Willis *et al.* 2006). Invasiivsete teoliikide mõju kohalikele taimekooslustele on uuritud küllalt palju, kuna näiteks invasiivsed hispaania teetigu (*Arion lusitanicus*) ja kirju nälkjas (*Deroceras reticulatum*) võivad kujutada ohtu majanduslikult olulistele kultuurtaimedele (Robinson 1999, Hahn *et al.* 2011, Kappes *et al.* 2012). Samas ei ole veel läbi viidud uuringuid sisserännanud teoliikide mõjudest kohalikele samblikukooslustele. Siiski on Nova Scotia saarel sooritatud vaatlused näidanud, et tigude söömisjäljed sealsetel samblikel kuuluvad tõenäoliselt kollasele teeteole, kes on seal piirkonnas invasiivseks võõrliigiks (Cameron 2009). Piirkonnas kasvab ka globaalselt ohustatud ja haruldane samblikuliik *Erioderma pedicellatum*, mille populatsiooni võib nälkjas hüpoteetiliselt ohtu seada (Cameron 2009). Paraku raskendavad võõrliikide mõju uurimist kohalikele kooslustele puudulikud teadmised koosluse struktuuri kohta enne võõrliigi sissetoomist ning taoliste uuringute pika-ajaline iseloom (Robinson 1999, Hahn *et al.* 2011)

Kokkuvõte

Tigude ja samblike interaktsioonide uurimine on jäänud majanduslikult olulisemate liikide varju – rohkem uuritakse näiteks tigude fütofaagiat kultuurtaimedel või põhjapõtrade lihhenovooriat. Kuna baasteadmised samblike rollist tigude toiduvalikus on lünklikud, ei saa hüpoteesi samblike osakaalust tigude toiduvalikus vastavate empiiriliste ja kaudsete tõendite vähesusel ümber lükata ega kinnitada.

Siiski on selge, et tigude lihhenovooria on küllalt levinud. Oportunistlike toitujatena lähtuvad teod oma toiduvalikus objekti kättesaadavusest. Et samblike kasvukohtadeks on substraadid, millel teod tihti liiguvad, nagu maapind, kivid ja puutüved, siis leiavad teod samblikke üldiselt küllalt hõlpsasti. Tigude lihhenovooriat võib soodustada ka asjaolu, et mõnedes piirkondades langevad samblike ja tigude ökoloogilised nõudlused kokku (nt parasvöötme lehtmetsad), kuna mõlema organismirühma jaoks on levikut piiravateks teguriteks mulla happelisus.

Tigude lihhenovooriat on uuritud eelkõige ohustatud liikide ökoloogia (näiteks kopsusamblike) või samblikuainete toimimise selgitamiseks. Allomoonidena tõrjuvad samblikuained tigusid efektiivselt ning nende varieeruv sisaldus talluses on tigude eelistused kujundanud selektiivseks: üldjuhul eelistavad teod neid talluse osi ja liike, milles sisaldub teatud samblikuaineid vähem. Sellise eristuse tõttu võib tigude lihhenovooria avaldada mõju samblike liigilisele koosseisule ja mitmekesisusele kooslustes, näiteks piirates liikide levilat. Samblikuainete koondumine teatud talluse osadesse võib samuti olla põhjustatud tigude lihhenovooriast: aineid sisaldub nendes osades rohkem, mis on tigudele kättesaadavamad või sambliku jaoks olulisemad, kuna see on sambliku kohasuse seisukohalt optimaalne. Erinevate samblikuainete (või nende kombinatsioonide) tähtsus tigude tõrjumises on aga veel ebaselge ning kuna puuduvad ka andmed samblike toiteväärtuse kohta, siis võivad tigude eelistuste ja samblikuainete vahel loodud seosed olla kohati ekslikud. Näiteks võib tigude selektiivsus olla seotud hoopis samblike varieeruva toiteväärtuse või muude teguritega (nt hõõrta ehitus).

Samblike ja tigude interaktsioonid on mitmetahulised: kuigi suhe on suures osas antagonistlik, millele viitab ka samblike kaitsemehhanismide olemasolu, esineb samblikel märkimisväärne taastumisvõime, mis võib kompenseerida tigude lihhenovooriast põhjustatud kahjustused. Teatud tingimustel võivad teod samblike levimisele ka kaasa aidata, kuna sambliku levised on ka pärast seedetrakti läbimist paljunemisvõimelised ning

nii võivad teod neid laiali kanda. Kuna tigude zoohooria kohta on veel väga vähe andmeid, ei ole võimalik hinnata, milline on tasakaal selle kahju, mida teod samblikke süües samblikele põhjustavad, ning kasu vahel, mida nad samblikke laiali kandes toovad.

Erinevate antropogeensete tegurite mõjusid on eraldiseisvalt uuritud nii samblike kui tigude puhul, kuid kompleksseid uuringuid, mis hõlmaksid mõlemat organismirühma, ei ole paraku läbi viidud. Taoliste uuringute tegemist raskendavad mitmed metodoloogilised väljakutsed ja võimalik, et ka puudulikud baasteadmised tigude ja/või samblike bioloogiast ning omavahelistest suhetest. Samas on need organismirühmad mõnedes kooslustes tihedalt seotud ning muutused ühes osapooles võivad mõjutada ka teist: isegi kui kliimamuutused ei mõjuta otseselt samblikuliikide levikupiire, võivad muutuda teoliikide levikupiirid, mistõttu võivad kaasneda tagajärjed ka samblikukooslustele. Tegurite paljususe tõttu on keeruline teha ennustusi keskkonnamuutuste tagajärgedest ökosüsteemides ning tigude lihhenovooria suurenemine või vähenemine oleneb konkreetsest piirkonnast, sealsetest liikidest (sh taimeliikidest) ja muutuste iseloomust.

Snail lichenivory and its impact on lichens

Research about lichen-snail interactions has been overshadowed by studies of species with a higher economical value. For instance, there are numerous studies about the impact of herbivorous snails on different crops, or reindeer as lichen-feeders. Our basic understanding of the importance and nutritional value of lichens for snails is scarce, and therefore no final conclusions can be made about their role in the food choice of lichenivorous snails.

Nevertheless, it is a well-established fact that many snails feed on lichens. As opportunistic generalists, snails prefer food sources which are apparent, and indeed finding lichens does not require much effort for snails. This is due to the common habitat choice of snails and lichens, such as ground, stones and tree-trunks. Lichenivory of snails can be enhanced in regions where the ecological niches of both snails and lichens overlap due to similar requirements on soil acidity, such as in deciduous forests.

For the most part, studies about lichen-snail interactions have been conducted from the perspective of the lichen in order to gain a better understanding about the ecology of endangered species (*e.g. Lobaria*) or the functions and efficiency of lichen compounds. Many lichen compounds function as efficient allomones, which has caused selective feeding habits of lichenivorous snails. In general, thallus parts and species with the lowest concentration of certain compounds are preferred. As a result of this selectiveness, lichenivorous snails can shape species composition and diversity in forest communities as well as limit the range of some species. Lichenivory can also be a factor influencing the distribution of lichen compounds within the thallus, causing a higher concentration of allomones in parts which are easily accessible by snails or more valuable in terms of lichen fitness. The role of different compounds and their combinations is still vague, which, along with the scarce data about the nutritional value of lichens, can at times even lead to erroneous conclusions. For instance, the selectiveness of lichenivorous snails might be caused by inter- and intraspecies variation of nutritional value of lichens, or simply features of the snail's radula.

Lichen-snail interactions are ambivalent, for while the relations are to a great extent antagonistic (which is also implied by the existence of defensive mechanisms of lichens), lichens have a remarkable ability to regenerate from snail grazing. Furthermore, snails can act as dispersal agents for lichens, as diaspores are known to survive after passing the

digestive tract of snails. There is still little data about the role of snails in lichen zoochory, and therefore the balance between the damage caused to lichens by snail grazing and the benefit of snail zoochory cannot be estimated at this point.

Both snails and lichens are susceptible to shifts in environmental conditions, and although some research has been done to assess the impact of human-induced changes on some snail and lichen species, there are no complex studies accommodating both groups of organisms. Conducting such intertaxonomic research is problematic due to methodological challenges and the shortcomings in our fundamental knowledge about the biology of snails and/or lichens. Meanwhile, in some ecological communities, snails and lichens are tightly connected, and thus, changes in one party can influence the other. For instance, climate change might not have a direct impact on lichen communities, but quite likely so on the range of some species of snails, which could increase lichenivory in some areas. However, it is difficult to predict the consequences of environmental changes in ecosystems due to the abundance of relevant factors. The increase or decrease in snail lichenivory as a result of environmental changes also depends on the properties of the particular area, its species composition (including plants) as well as the nature of changes.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid Liina Remmi ja Piret Lõhmust nende kannatliku meele ja alati põhjalike vastuste eest. Tänud ka looduskaitsebioloogia töörühma liikmetele inspireeriva eeskuju eest.

Kasutatud kirjandus

- Albrechtsen, B. R., Gardfjell, H., Orians, C. M., Murray, B. & Fritz, R. S.** (2004) Slugs, willow seedlings and nutrient fertilization: intrinsic vigor inversely affects palatability. *Oikos* 105: 268–278.
- Aragon, G., Martinez, I., Izquierdo, P., Belinchon, R. & Escudero, A.** (2010) Effects of forest management on epiphytic lichen diversity in Mediterranean forests. *Applied Vegetation Science* 13: 183–194.
- Asplund, J.** (2011) Snails avoid the medulla of *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata* due to presence of secondary compounds. *Fungal Ecology* 4: 356–358.
- Asplund, J. & Gauslaa, Y.** (2007) Content of secondary compounds depends on thallus size in the foliose lichen *Lobaria pulmonaria*. *The Lichenologist* 39:273–278.
- Asplund, J. & Gauslaa, Y.** (2008) Mollusc grazing limits growth and early development of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in broadleaved deciduous forests. *Oecologia* 155: 93–99.
- Asplund, J. & Wardle, D. A.** (2012) Contrasting changes in palatability following senescence of the lichenized fungi *Lobaria pulmonaria* and *L. scrobiculata*. *Fungal Ecology* 5: 710–713.
- Asplund, J., Solhaug, K. A. & Gauslaa, Y.** (2009) Fungal depsidones – an inducible or constitutive defence against herbivores in the lichen *Lobaria pulmonaria*? *Basic and Applied Ecology* 10: 273–278.
- Asplund, J., Johansson, O., Nybakken, L., Palmqvist, K. & Gauslaa, Y.** (2010a) Simulated nitrogen deposition influences gastropod grazing in lichens. *Ecoscience* 17:83–89.
- Asplund, J., Larsson, P., Vatne, S., & Gauslaa, Y.** (2010b) Gastropod grazing shapes the vertical distribution of epiphytic lichens in forest canopies. *Journal of Ecology* 98: 218–225.
- Asplund, J., Solhaug, K. A. & Gauslaa, Y.** (2010c) Optimal defense: snails avoid reproductive parts of the lichen *Lobaria scrobiculata* due to internal defense allocation. *Ecology* 91: 3100–3105.

- Bailey, R. H.** (1976) Ecological aspects of dispersal and establishment in lichens. In *Lichenology: Progress and Problems* (D. H. Brown, D. L. Hawksworth & R. H. Bailey eds): 215–247. London: Academic Press.
- Bates, J. W.** (2009) Mineral nutrition and substratum ecology. In *Bryophyte Biology* (B. Goffinet & A.J. Shaw eds): 299–356 Cambridge University Press.
- Baur, B. & Baur, A.** (1993) Climatic warming due to thermal radiation from an urban area as possible cause for the local extinction of a land snail. *Journal of Applied Ecology* 30: 333–340.
- Baur, B. & Baur, A.** (1997) *Xanthoria parietina* as a food resource and shelter for the land snail *Balea perversa*. *The Lichenologist* 29: 99–102.
- Baur, B. & Raboud, C.** (1988) Life history of the land snail *Arianta arbustorum* along an altitudinal gradient. *Journal of Animal Ecology* 57: 71–87.
- Baur, A., Baur, B. & Fröberg, L.** (1992) The effect of lichen diet on growth rate in the rock-dwelling land snails *Chondrina clienta* and *Balea perversa*. *Journal of Molluscan Studies* 58: 245–247.
- Baur, A., Baur, B. & Fröberg, L.** (1994) Herbivory on calcicolous lichens: different food preferences and growth rates in two co-existing land snails. *Oecologia* 98: 313–319.
- Baur, B., Fröberg, L. & Baur, A.** (1995) Species diversity and grazing damage in a calcicolous lichen community on top of stone walls in Öland, Sweden. *Annales Botanici Fennici* 32: 239–250.
- Baur, B., Fröberg, L., Baur, A., Guggenheim, R. & Haase, M.** (2000) Ultrastructure of snail grazing damage to calcicolous lichens. *Nordic Journal of Botany* 20: 119–128.
- Benesperi, R. & Tretiach, M.** (2004) Differential land snail damage to selected species of the lichen genus *Peltigera*. *Biochemical Systematics and Ecology* 32: 127–138.
- Bjerke, J. W.** (2011) Winter climate change: Ice encapsulation at mild subfreezing temperatures kills freeze-tolerant lichens. *Environmental and Experimental Botany* 72: 404–408.

- Bjerke, J. W., Zielke, M. & Solheim, B.** (2003) Long-term impacts of simulated climatic change on secondary metabolism, thallus structure and nitrogen fixation activity in two cyanolichens from the Arctic. *New Phytologist* 159: 361–367.
- Boch, S., Prati, D., Werth, S., Rüetschi, J. & Fischer, M.** (2011) Lichen endozoochory by snails. *Plos One* 6: 18770.
- Bokhorst, S., Bjerke, J. W., Tømmervik, H., Preece, C. & Phoenix, G. K.** (2012) Ecosystem response to climatic change: the importance of the cold season. *Ambio* 41: 246–255.
- Boschi, C. & Baur, B.** (2007) The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8: 55–65.
- Boycott, A. E.** (1934) The habitats of land mollusca in Britain. *Journal of Ecology* 22: 1–38.
- Bruehlheide, H. & Scheidel, U.** (1999) Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology* 87: 839–848.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. III, Reichardt, P. B., Clausen T. P.** (1987) Response of winter chemical defense in Alaska paper birch and green alder to manipulation of plant carbon/nutrient balance. *Oecologia* 72: 510–514.
- Cameron, R.** (2009) Are non-native gastropods a threat to endangered lichens? *Canadian Field Naturalist* 123: 169–171.
- Cetin, L., Tufan-Cetin, H. O., Turk, A. O., Tay, T., Candan, M., Yanikoglu, A. & Sumbul, H.** (2008) Insecticidal activity of major lichen compounds, (-)- and (+)-usnic acid, against the larvae of house mosquito, *Culex pipiens*. *Parasitology Research* 102: 1277–1279.
- Clark, S. J., Henderson, I. F., Hill, D. J. & Martin, A. P.** (1999) Use of lichen secondary metabolites as antifeedants to protect higher plants from damage caused by slug feeding. *Annals of Applied Biology* 134: 101–108.
- Cleland, E. E., Peters, H. A., Mooney, H. A. & Field, C. B.** (2006) Gastropod herbivory in response to elevated CO₂ and N addition impacts plant community composition. *Ecology* 87: 686–694.

- Cocchietto, M., Skert, N., Nimis, P. & Sava, G.** (2002) A review on usnic acid, an interesting natural compound. *Naturwissenschaften* 89: 137–146.
- Coley, P. D., Bryant, P. B., Stuart Chapin, F.** (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- Cook, A.** (2001) Behavioural ecology: On doing the right thing, in the right place at the right time. In *The Biology of Terrestrial Molluscs* (G.M. Barker ed): 413–447. Oxon: CABI Publishing.
- Dailey, R. N., Montgomery, D. L., Ingram, J. T., Siemion, R., Vasquez, M. & Raisbeck, M. F.** (2008) Toxicity of the lichen secondary metabolite (+)-usnic acid in domestic sheep. *Veterinary Pathology* 45: 19–25.
- Eaton, S. & Ellis, C. J.** (2012) Local experimental growth rates respond to macroclimate for the lichen epiphyte *Lobaria pulmonaria*. *Plant Ecology & Diversity* 5: 365–372.
- Elix, J. A. & Stocker-Wörgötter, E.** (2008) Biochemistry and secondary metabolites. In *Lichen Biology* (T. H. Nash ed): 104–133. Cambridge: Cambridge University Press.
- Elmslie, L. J.** (1998) Humic acid: a growth factor for *Helix aspersa* Müller (*Gastropoda: Pulmonata*). *Journal of Molluscan Studies* 64: 400–401.
- Endara, M.-J. & Coley, P. D.** (2011) The resource availability hypothesis revisited: a meta analysis. *Functional Ecology* 25: 389–398.
- Fröberg, L., Baur, A. & Baur, B.** (1993) Differential herbivore damage to calcicolous lichens by snails. *The Lichenologist* 25: 83–95.
- Fröberg, L., Björn, L. O., Baur, A. & Baur, B.** (2001) Viability of lichen photobionts after passing through the digestive tract of a land snail. *The Lichenologist* 33: 543–550.
- Fröberg, L., Baur, A. & Baur, B.** (2006) Field study on the regenerative capacity of three calcicolous lichen species damaged by snail grazing. *The Lichenologist* 38: 491–493.
- Gauslaa, Y.** (1985) The ecology of *Lobarion pulmonariae* and *Parmelion caperatae* in *Quercus* dominated forests in Southwest Norway. *The Lichenologist* 17: 117–140.
- Gauslaa, Y.** (2005) Lichen palatability depends on investments in herbivore defence. *Oecologia* 143: 94–105.

- Gauslaa, Y.** (2008) Mollusc grazing may constrain the ecological niche of the old forest lichen *Pseudocyphellaria crocata*. *Plant Biology* 10: 711–717.
- Gauslaa, Y. & Asplund, J.** (2010) The gastropod *Arion fuscus* prefers cyanobacterial to green algal parts of the tripartite lichen *Nephroma arcticum* due to low chemical defence. *The Lichenologist* 42: 113–117.
- Gauslaa, Y. & Solhaug, K. A.** (1996) Differences in the susceptibility to light stress between epiphytic lichens of ancient and young boreal forest stands. *Functional Ecology* 10: 344–354.
- Gauslaa, Y. & Solhaug, K. A.** (2001) Fungal melanins as a sun screen for symbiotic green algae in the lichen *Lobaria pulmonaria*. *Oecologia* 126: 462–471.
- Gauslaa, Y., Holien, H., Ohlson, M., & Solhøy, T.** (2006) Does snail grazing affect growth of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria*? *The Lichenologist* 38: 587–593.
- Green, T. G. A., Nash, T. H. III & Lange, O. L.** (2008) Physiological ecology of carbon dioxide exchange. In *Lichen Biology* (T. H. Nash ed): 104–133. Cambridge: Cambridge University Press.
- Grime, J. P. & Blythe, G. M.** (1969) An Investigation of the Relationships between Snails and Vegetation at the Winnats Pass. *Journal of Ecology* 57: 45–66.
- Hahn, G. P., Draney, L., M. & Dornbush, E. M.** (2011) Exotic slugs pose a previously unrecognized threat to the herbaceous layer in a Midwestern woodland. *Restoration Ecology* 19: 786–794.
- Hamilton, J. G., Zangerl, A. R., DeLucia, E. H. & Berenbaum, M. R.** (2001) The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4: 86–95.
- Hanley, M. E., Fenner, M. & Edwards, P. J.** (1995) The effect of seedling age on the likelihood of herbivory by the slug *Deroceras reticulatum*. *Functional Ecology* 9: 754–759.
- Hauck, M. & Huneck, S.** (2007) Lichen substances affect metal adsorption in *Hypogymnia physodes*. *Journal of Chemical Ecology* 33: 219–223.

- Hauck, M., Otto, P. I., Dittrich, S., Jacob, M., Bade, C., Dörfler, I. & Leuschner, C.** (2011) Small increase in substratum pH causes the dieback of one of Europe's most common lichens, *Lecanora conizaeoides*. *Annals of Botany* 108: 359–366.
- Heller, J.** (2001) Life history strategies. In *The Biology of Terrestrial Molluscs* (G.M. Barker ed): 413–447. Oxon: CABI Publishing.
- Hermes, D. A. & Mattson, W. J.** (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283–335.
- Huneck, S.** (1999) The significance of lichens and their metabolites. *Naturwissenschaften* 86: 559–570.
- Hylander, C.** (2011) The response of land snail assemblages below aspens to forest fire and clear-cutting in Fennoscandian boreal forests. *Forest Ecology and Management* 261: 1811–1819.
- Hyvärinen, M., Koopmann, R., Hormi, O. & Tuomi, J.** (2000) Phenols in reproductive and somatic structures of lichens: a case of optimal defence? *Oikos* 91: 371–375.
- Iglesias, J. & Castillejo, J.** (1999) Field observations feeding land snail *Helix aspersa*. *Journal of Molluscan Studies* 65: 411–423.
- Kappes, H., Stoll, S. & Haase, P.** (2012) Differences in field behavior between native gastropods and the fastspreading invader *Arion lusitanicus*. *Belgium Journal of Zoology* 142: 49–58.
- Lawrey, J. D.** (1980) Correlations between lichen secondary chemistry and grazing activity by *Pallifera varia*. *The Bryologist* 83: 328–334.
- Lawrey, J. D.** (1983) Lichen herbivore preference: a test of two hypotheses. *American Journal of Botany* 70: 1188–1194.
- Lawrey, J. D.** (1986) Biological role of lichen substances. *The Bryologist* 89: 111–122.
- Kappes, H.** (2005) Influence of coarse woody debris on the gastropod community of a managed calcareous beech forest in Western Europe. *Journal of Molluscan Studies* 71: 85–91.
- Lefcort, H., Ben-Ami, F. & Heller, J.** (2006) Terrestrial snails use predator-diet to assess danger. *Journal of Ethology* 24: 97–102.

- Lemos, V. S., Canello, R. & Leal-Zanchet, A. M.** (2011) Carnivore mollusks as natural enemies of invasive land flatworms. *Annals of Applied Biology* 161: 127–131.
- Lücking, R. & Bernecker-Lücking, A.** (2000) Lichen feeders and lichenicolous fungi: do they affect dispersal and diversity in tropical foliicolous lichen communities? *Ecotropica* 6: 23–41.
- Martin, K. & Sommer, M.** (2004) Relationships between land snail assemblage patterns and soil properties in temperate-humid forests. *Journal of Biogeography* 31: 531–545.
- Masing, V.** (1992) Ökoloogialeksikon. Tallinn: Eesti Entsüklopeediakirjastus.
- Mason, C. F.** (1970) Food, feeding rates and assimilation in woodland snails. *Oecologia* 4: 358–373.
- Matson, P., Lohse, K. A. & Hall, S. J.** (2002) The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31: 113–119.
- McCarthy, P. M. & Healy, J. E.** (1978) Dispersal of lichen propagules by slugs. *The Lichenologist* 10: 131.
- McCall, A. C. & Fordyce, A. J.** (2010) Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? *Journal of Ecology* 98: 985–992.
- McKey, D.** (1974) Adaptive patterns in alkaloid physiology. *The American Naturalist* 108: 305–320.
- Meier, F. A., Scherrer, S. & Honegger, R.** (2002) Faecal pellets of lichenivorous mites contain viable cells of the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* and its green algal photobiont, *Trebouxia arboricola*. *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 259–268.
- Nash, T. H.** (2008) Introduction. In *Lichen Biology* (T. H. Nash ed): 274–298. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nekola, J.C.** (2012) The impact of a utility corridor on terrestrial gastropod biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 21:781–795.
- Nimis, P. L. & Skert, N.** (2006) Lichen chemistry and selective grazing by the coleopteran *Lasioderma serricorne*. *Environmental and Experimental Botany* 55: 175–182.

- Nieminen, M. & Heiskari, U.** (1989) Diets of freely grazing and captive reindeer during summer and winter. *Rangifer* 9: 17–34.
- Nybakken, L. & Julkunen-Tiitto, R.** (2006) UV-B induces usnic acid in reindeer lichens. *The Lichenologist* 38: 477–485.
- Nybakken, L., Asplund, J., Solhaug, K. A. & Gauslaa, Y.** (2007) Forest successional stage affects the cortical secondary chemistry of three old forest lichens. *Journal of Chemical Ecology* 33: 1607–1618.
- Nybakken, L., Johansson, O. & Palmqvist, K.** (2009) Defensive compound concentration in boreal lichens in response to simulated nitrogen deposition. *Global Change Biology* 15: 2247–2260.
- Nybakken, L., Sandvik, S. M. & Klanderud, K.** (2011) Experimental warming had little effect on carbon-based secondary compounds, carbon and nitrogen in selected alpine plants and lichens. *Environmental and Experimental Botany* 72: 368–376.
- Örstan, A.** (2010) Activities of four species of land snails at low temperatures. *Journal of Conchology* 40: 245–246.
- Palmqvist K.** (2000) Carbon economy in lichens. *New Phytologist* 148: 11–36.
- Palmqvist, K., Dahlman, L., Valladares, L., Tehler, A., Sancho, L. G. & Mattsson, J. E.** (2002) CO₂ exchange and thallus nitrogen across 75 contrasting lichen associations from different climate zones. *Oecologia* 133: 295–206.
- Palmqvist, K., Dahlman, L., Jonsson, A. & Nash, T. H. III** (2008) The carbon economy in lichens. In *Lichen Biology* (T. H. Nash ed): 104–133. Cambridge: Cambridge University Press.
- Peters, H. A., Hsu, G. , Cleland, E. E., Chiariello, N. R. , Mooney, H. A. & Field, C. B** (2007) Responses of temporal distribution of gastropods to individual and combined effects of elevated CO₂ and N deposition in annual grassland. *Acta Oecologica* 31: 343–352.
- Proksch, P. & Hesbacher, S.** (1997) Lichen products in lichen-herbivore interactions. *Bibliotheca Lichenologica* 67: 91–102.

- Pöykkö, H., Hyvärinen, M. & Backor, M.** (2005) Removal of lichen secondary metabolites affects food choice and survival of lichenivorous moth larvae. *Ecology* 86: 2623–2632.
- Randlane, T. & Saag, A.** (2004) Eesti pisisamblikud. Tartu: Tartu Ülikooli Kirjastus.
- Ranković, B., Mišić, M. & Sukdolak, S.** (2007) The antimicrobial activity of substances derived from the lichens *Physcia aipolia*, *Umbilicaria polyphylla*, *Parmelia caperata* and *Hypogymnia physodes*. *New Phytologist* 159: 361–367.
- Robinson, D. G.** (1999) Alien invasions: the effects of the global economy on nonmarine gastropod introductions into the United States. *Malacologia* 41: 413–438.
- Santos, X., Santos, V. & Ros, E.** (2012) Contrasting responses of two xerophilous land snails to fire and natural reforestation. *Contributions to Zoology* 81: 167–180.
- Solhaug, K. A. & Gauslaa, Y.** (1996) Parietin, a photoprotective secondary product of the lichen *Xanthoria parietina*. *Oecologia* 108: 412–418.
- Solhaug, K. A., Lind, M., Nybakken, L., Gauslaa, Y.** (2009) Possible functional roles of cortical depsides and medullary depsidones in the foliose lichen *Hypogymnia physodes*. *Flora* 204: 40–48.
- Speiser, B.** (2001) Food and Feeding Behaviour. In *The Biology of Terrestrial Molluscs* (G.M. Barker ed): 259–288. Oxon: CABI Publishing.
- Speiser, B. & Rowell-Rahier, M.** (1991) Effects of food availability, nutritional value, and alkaloids on food choice in the generalist herbivore *Arianta arbustorum* (Gastropoda: Helicidae). *Oikos* 62: 306–318.
- Stamp, N.** (2003). Out of the Quagmire of Plant Defense Hypotheses. *The Quarterly Review of Biology* 78: 23–55.
- Sternberg, M.** (2000) Terrestrial gastropods and experimental climate change: a field study in a calcareous grassland. *Ecological Research*: 73–81.
- Stocker-Wörgötter, E.** (2008) Metabolic diversity of lichen-forming ascomycetous fungi: culturing, polyketide and shikimate metabolite production, and PKS genes. *Natural Product Reports* 25: 188–200.

- Stofer, S., Bergamini, A., Aragon, G., Carvalho, P., Coppins, B. J., Davey, S., Dietrich, M., Farkas, E., Kärkkäinen, K., Keller *et al.*** (2006) Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *The Lichenologist* 38: 331–353.
- Storeheier, P. V., Mathiesen, S. D., Tyler, N. J. C. & Olsen, M. A.** (2002) Nutritive alue of terricolous lichens for reindeer in winter. *The Lichenologist* 34: 247–257.
- Strauss, S. Y., Rudgers, J. A. Lau, J. A. & Irwin, R. E.** (2002) Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 278–285.
- Zangerl, A. R. & Rutledge, C. E.** (1996) The probability of attack and patterns of constitutive and induced defense: a test of optimal defense theory. *The American Naturalist* 147: 599–608.
- Talvi, T. & Mänd, R.** (2010) Puhtu maismaateod. *Estonia Maritima* 8: 95–115.
- Vannini, M., Rorandelli, R., Lähteenoja, O., Mrabu, E. & Fratini, S.** (2006) Tree-climbing behaviour of *Cerithidea decollata*, a western Indian Ocean mangrove gastropod (Mollusca: Potamididae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 1429–1436.
- Vatne, S., Solhøy, T., Asplund, J. & Gauslaa, Y.** (2010) Grazing damage in the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* increases with gastropod abundance in deciduous forests. *The Lichenologist* 42: 613–619.
- Vatne, S., Asplund, J. & Gauslaa, Y.** (2011) Contents of carbon based defence compounds in the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* vary along environmental gradients. *Fungal Ecology* 4: 350–355.
- Werth, S., Tømmervik, H. & Elvebakk, A.** (2005) Epiphytic macrolichen communities along regional gradients in northern Norway. *Journal of Vegetation Science* 16: 199–208.
- Willis, J. C., Bohan, D. A., Choi, Y. H., Conrad, K. F. & Semenov, M. A.** (2006) Use of an individual-based model to forecast the effect of climate change on the dynamics, abundance and geographical range of the pest slug *Deroceras reticulatum* in the UK. *Global Change Biology* 12: 1643–1657.
- Wäreborn, I.** (1979) Reproduction of two species of land snails in relation to calcium salts in the foena layer. *Malacologia* 18: 177–180.

Käsikirjad:

Remm, L. (2010) Lageraie ja metsakuivenduse mõju maismaatigudele. Magistritöö. Ökoloogia ja maateaduste instituut, loomaökoloogia õppetool. Tartu: Tartu Ülikool.

Internetiallikad:

1. **Randlane, T., Saag, A. & Suija, A.** (2012) Eesti samblikud ja samblikel kasvavad seened. 28.12.2012 – <http://esamba.bo.bg.ut.ee/checklist/est/home.php>

Kaudsed viited:

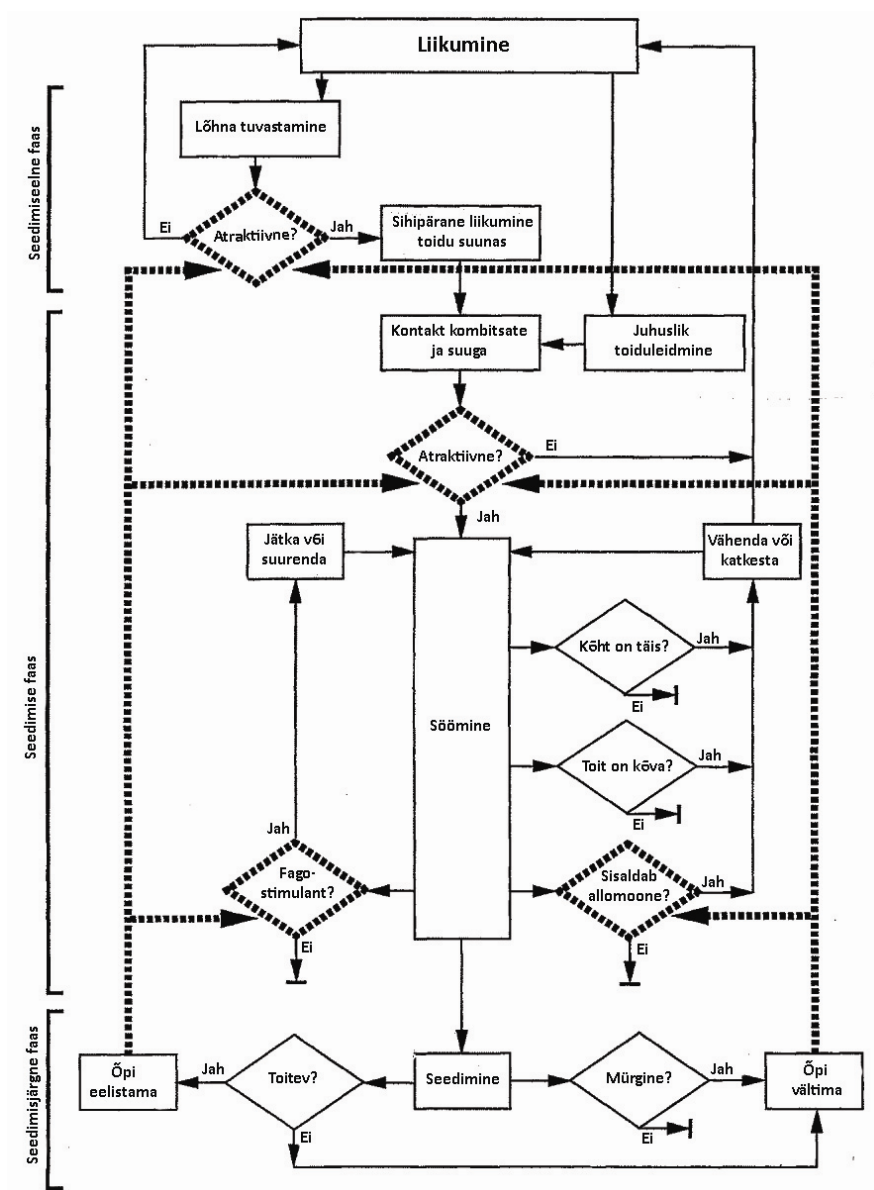
Cameron, R.A.D. (1970) The effect of temperature on the activity of three species of helcid snail (*Mollusca: Gastropoda*). *Journal of Zoology* 162: 303–315.

Feeny, P. P. (1976) Plant apparency and chemical defense. In *Recent Advances in Phytochemistry* (J. W. Wallace & R. L. Mansell eds): 1–40. New York: Plenum.

Rhoades, D. F. (1979) Evolution of plant chemical defense against herbivores. In *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. (G.A. Rosenthal & D.H. Janzen eds): 1–55. New York: Academic Press.

Zukal, H. (1895) Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten II. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. *Math Naturwiss Classe* 104:1303–1395.

Lisa 1



Joonis 1. Tigude toitumiskäitumine, toitumise alustamine ja lõpetamine. Katkendjoonte ja rombidega on välja toodud aspektid, mille käigus kujuneb teo käitumine õppimise teel (Speiser 2001 järgi).

Lisa 2

Tabel 1. Käesolevas töös refereeritud teadusuuringute andmetel samblikest toituvad teod (tulpades), vastavad samblikud (ridades) ja nende esinemine Eestis (liikide nimed alla joonitud). Samblike ladinakeelne nomenklatuur lähtub vastavates artiklites kasutatud liiginimedest.

Kasutatud tähised: K – katsetingimustes läbiviidud uuring; L – looduslikes tingimustes sooritatud vaatlus.

	L
<i>Liik määratleta</i>	L
<i>Pallifera varia</i>	
<i>Macrogastra ventricosa</i> (suur käävtigu)	
<i>Macrogastra plicatula</i> (harilik käävrigu)	
<i>Macrogastra attenuata</i>	
<i>Limax</i> sp. (seati gu)	
<i>Limax flavus</i> (kollane seati gu)	
<i>Helicodonta obvoluta</i>	
<i>Helicigona lapicida</i>	
<i>Eua montana</i> (suur tornitigu)	
<i>Cochlodina orthosoma</i> (sile-kedertigu)	
<i>Cochlodina laminata</i> (harilik kedertigu)	
<i>Clausilia dubia</i> (mägi-sulgusu)	
<i>Clausilia bidentata</i> (kahehambane sulgsuu)	
<i>Chondrina clienta</i>	
<i>Cepaea nemoralis</i> (salu-vööti gu)	
<i>Cepaea hortensis</i> (võsa-vööti gu)	K
<i>Cantareus aspersa</i> või <i>Helix aspersa</i>	
<i>Balea perversa</i> (pööristigu)	K, L
<i>Balea biplicata</i>	
Airon <i>subfuscus</i> või <i>A.fuscus</i> (kollane teeti gu)	K
<i>Arionta arbustorum</i> (kiriti gu)	
<i>Acarospora cervina</i>	
<i>Alectoria sarmentosa</i>	
<i>Anaptychia runcinata</i> (tõmmu ripssamblik)	
<i>Aspicilia calcarea</i> (lubi-lehtersamblik)	
<i>Aspicilia cinerea</i> (hall lehtersamblik)	
<i>Aspicilia coronata</i>	
<i>Aspicilia contorta</i>	
<i>Aspicilia gibbosa</i>	
<i>Buellia epipolia</i> (mustvalge silmsamblik)	
<i>Caloplaca citrina</i>	
<i>Caloplaca flavovirescens</i>	
<i>Caloplaca holocarpa</i>	
<i>Caloplaca lactea</i>	
<i>Caloplaca saxicola</i> (müüri-kuldsamblik)	

Lisa 2 (järg)

	<u>A. arbusorum</u>	<u>A. fuscus</u>	<u>A. subfuscus / A. fuscus</u>	<u>B. biplicata</u>	<u>B. perversa</u>	<u>H. aspersa</u>	<u>C. hortenensis</u>	<u>C. nemoralis</u>	<u>C. clienta</u>	<u>C. bidentata</u>	<u>C. dubia</u>	<u>C. laminata</u>	<u>C. orthostoma</u>	<u>E. montana</u>	<u>H. lapicida</u>	<u>H. obvoluta</u>	<u>L. flavus</u>	<u>Limax sp.</u>	<u>M. attenuata</u>	<u>M. plicatula</u>	<u>M. ventricosa</u>	<u>P. varia</u>	Liik määratamata
<u>Caloplaca variabilis</u>					K				K														L
<u>Caloplaca velana</u>									K						K								L
<u>Catillaria lenticularis</u>									K						K								L
<u>Cladina arbuscula</u> (mets-põdrasamblik)							K																
<u>Cladina rangiferina</u> (harilik põdrasamblik)							K																
<u>Collema fuscovirens</u> (tume limasamblik)					K																		
<u>Evernia prunastri</u> , kollane lõhnasamblik							K																
<u>Farnoldia jurana</u>									K														
<u>Flavoparmelia caperata</u> (harilik kitsesamblik)							K																
<u>Hypogymnia physodes</u> (harilik hallsamblik)							K																
<u>Hypotrachyna revoluta</u>							K																
<u>Lasallia papulosa</u>																						K	
<u>Lecania erysibe</u>																	L						
<u>Lecania rabenhorstii</u>									K														
<u>Lecanora albescens</u> (valkjass liudsamblik)									K						K								L
<u>Lecanora dispersa</u> (müüri-liudsamblik)									K						K								L
<u>Lecanora muralis</u> (rant-liudsamblik)																							L
<u>Lecidella stigmathea</u>																							L
<u>Lobaria amplissima</u> (laiuv kopsusamblik)																							L
<u>Lobaria pulmonaria</u> (harilik kopsusamblik)		L	K	L			K, L			L	K	K, L	K	K	K, L	K			K	K	K		L
<u>Lobaria scrobiculata</u> (krobeline kopsusamblik)		K, L					K					K											L
<u>Lobaria virens</u>																							L
<u>Lobothallia radiosa</u>																							L
<u>Nephroma arcticum</u> (neeru-tundrasamblik)		K																					
<u>Ochrolechia yasuda</u>																						K	
<u>Parmelia saxatilis</u> (kivi-lapiksamblik)							K																
<u>Parmelia sulcata</u> (vagu-lapiksamblik)	K						K																
<u>Parmelina tiliacea</u> (pärna-salusamblik)							K																
<u>Parmotrema chinense</u> (hall pärilsamblik)							K																
<u>Peltigera degenii</u> (degeni kilpsamblik)						K												K					
<u>Peltigera neckeri</u> (neckeri kilpsamblik)																		K					
<u>Peltigera praetextata</u> (jalami-kilpsamblik)						K												K					
<u>Pertusaria sp.</u> (lumisamblik)																						K	
<u>Phaeophyscia nigricans</u> (väike tõmmusamblik)															K								

Lisa 2 (järg)

[illegible]

Lisa 2 (järg)

Allikad

1 – Gauslaa 2005; 2 – Grime & Blythe 1969; 3 – Gauslaa & Asplund 2010; 4 – Gauslaa 2008; 5 – Vatne *et al.* 2010; 6 – Asplund *et al.* 2010c; 7 – Asplund 2011; 8 – Boch *et al.* 2011; 9 – Gauslaa *et al.* 2006; 10 – Fröberg *et al.* 1993; 11 – Fröberg *et al.* 2006; 12 – Baur *et al.* 2000; 13 – Baur & Baur 1997; 14 – Baur *et al.* 1995; 15 – Benesperi & Tretiach 2004; 16 – Asplund *et al.* 2010b; 17 – Asplund & Wardle 2012; 18 – Fröberg *et al.* 2001; 19 – Iglesias *et al.* 1998; 20 – McCarthy & Healy 1978; 21 – Lawrey 1980; 22 – Asplund *et al.* 2010a; 23 – Asplund *et al.* 2009; 24 – Asplund 2011; 25 – Lawrey 1983; 26 – Baur *et al.* 1994

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Auli Relve (sünnikuupäev 14.03.1990),

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Tigude lihhenovooria ja selle mõju samblikele“, mille juhendajad on Liina Remm ja Piret Lõhmus,
 - 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 22.05.2013